



# Stratégies d'introduction d'organismes dans un environnement spatialement structuré

Thibaut Morel Journal

## ► To cite this version:

Thibaut Morel Journal. Stratégies d'introduction d'organismes dans un environnement spatialement structuré. Sciences agricoles. Université Nice Sophia Antipolis, 2015. Français. NNT : 2015NICE4107 . tel-01241402v2

**HAL Id: tel-01241402**

**<https://inria.hal.science/tel-01241402v2>**

Submitted on 9 Mar 2016

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**Université Nice Sophia Antipolis**  
**UFR Sciences**  
**Ecole Doctorale 85 Sciences de la Vie et de la Santé**

**THÈSE**

préparée au sein de l'Institut Sophia Agrobiotech, UMR 1355 INRA 7254 UNS/CNRS  
présentée publiquement à l'INRA de Sophia Antipolis

pour obtenir le titre de **Docteur ès Sciences** de l'Université Nice Sophia Antipolis

**Discipline** : Biologie  
**Mention** : Biologie des interactions et écologie

**Stratégies d'introduction d'organismes dans  
un environnement spatialement structuré**

par

Thibaut Morel Journal

Soutenue le 9 décembre 2015 devant le jury composé de :

Florian Altermatt	Professeur, Université de Zurich	Rapporteur
Etienne Klein	Directeur de recherches, INRA Avignon	Rapporteur
Ruth Hufbauer	Professeur, Université d'Etat du Colorado	Examinatrice
Simon Fellous	Chargé de recherches, INRA Montpellier	Examinateur
Patrice Francour	Professeur, Université Nice Sophia Antipolis	Examinateur
Elodie Vercken	Chargé de recherches, INRA Sophia Antipolis	Directrice de thèse
Ludovic Mailleret	Chargé de recherches, INRA Sophia Antipolis	Co-directeur de thèse

## RESUME

L'établissement est une étape importante dans le déroulement d'une invasion biologique. Il correspond à la formation d'une population pérenne dans l'aire d'introduction. Cette étape n'est pas triviale, car les populations introduites ont généralement des effectifs faibles, et sont sujettes à plusieurs mécanismes démographiques spécifiques augmentant leurs risques d'extinction. La structure spatiale de l'aire d'introduction, souvent une mosaïque hétérogène de patchs d'habitat appelée « paysage », peut interagir avec ces mécanismes et affecter la persistance de la population introduite. L'objectif de cette thèse est d'étudier l'interaction entre cette structure spatiale et ces mécanismes, ainsi que leur impact sur l'établissement. Les recherches entreprises ont été conduites d'une part en utilisant des modèles stochastiques afin de simuler des invasions et faire émerger des prédictions, et d'autre part en testant expérimentalement ces prédictions grâce à des introductions artificielles de *Trichogramma chilonis* en microcosmes de laboratoire. Les travaux présentés ici ont permis d'identifier un effet fort de la connectivité du site d'introduction, qui peut diminuer les chances d'établissement au niveau local en favorisant l'émigration depuis le site d'introduction, et augmenter les chances d'établissement à un niveau plus large en permettant la colonisation d'autres patchs dans l'aire d'introduction. Au niveau du paysage, nous avons identifié l'impact des hubs, des patchs concentrant les flux de dispersion, qui accroissent fortement la vitesse de colonisation, au prix d'une diminution du taux d'établissement. Nous avons également mis en évidence une interaction entre la dispersion et la répartition spatiale de la ressource dans le paysage. L'agrégation de la ressource favorisait l'établissement, tandis que sa dissémination à travers le paysage favorisait la colonisation. Nos résultats démontrent que la dynamique des populations introduites est très sensible à leur taille, et que le caractère aléatoire des histoires de vie d'un faible nombre d'individus a un fort impact, non seulement sur l'établissement local, mais aussi sur la colonisation au-delà du site d'introduction.

## ABSTRACT

Establishment is an important stage of biological invasions, which corresponds to the formation of a persistent population in the introduction area. It is not trivial, as introduced populations are often small, and subject to various specific mechanisms, which increase extinction risks. The spatial structure of the introduction area, which is usually a heterogeneous mosaic of habitat patches called a “landscape”, can interact with those mechanisms and impact the introduced population persistence. This thesis objective is to study the interaction between this spatial structure and those mechanisms, as well as their impact on establishment. On the one hand, we used stochastic models to simulate invasions and formulate predictions. On the other hand, we tested these predictions by performing artificial introductions of *Trichogramma chilonis* in laboratory microcosms. We were able to identify the impact of the introduction site connectivity, which could decrease establishment probabilities at a local level by increasing the emigration rate from the introduction site, and increase establishment at the landscape level by increasing the colonisation rate of other patches in the introduction area. At the landscape level, we identified the impact of hubs, i.e. patches concentrating dispersal fluxes. They strongly increased colonisation speed, but also decreased establishment. We also evidenced an interaction between dispersal and the spatial distribution of resources in the landscape. The clustering of resources increased establishment, while its scattering increased colonization. Our results show that introduced population dynamics are highly sensitive to their size. The stochastic nature of the life histories of few individuals greatly impacts local establishment, as well as dispersal and colonization outside of the introduction site.



## REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord Ruth Hufbauer, Simon Fellous et Patrice Francour pour avoir accepté cette invitation à participer à mon jury de thèse, ainsi que Florian Altermatt et Etienne Klein et pour avoir accepté de rapporter cette thèse.

Ensuite, un énorme merci à mes co-directeurs de thèse. Elodie, officiellement ma directrice de thèse depuis peu mais qui en réalité l'a toujours été, pour ton soutien et ton regard toujours positif, toujours présente que ce soit deux bureaux plus loin ou à 19 000 kilomètres. Ludovic, merci pour ton écoute et ta patience en toutes circonstances, pour tes remarques toujours justes, même en douzième lecture. Grâce à vous, j'ai toujours cherché à faire mieux, à prendre plus de responsabilités et à systématiquement aller plus loin dans tout ce que je voulais faire. C'est avec un profond respect, aussi bien pour les encadrants que pour les personnes que vous êtes, que je vous remercie pour ces trois années. Merci aussi à Thomas, pour avoir immédiatement accepté d'être « l'homme de paille » de cette thèse, jusqu'en novembre 2014.

Je remercie également Virginie Ravigné, Ophélie Ronce, Vincent Calcagno, Benoît Facon, Xavier Fauvergue, Thomas Guillemaud, Frédéric Hamelin, Lionel Roques et Thomas Tully pour avoir participé à au moins l'un de mes deux comités de thèse, pour vos critiques constructives sur mon sujet ainsi que pour vos précieux conseils.

Merci à mes stagiaires : Pierre, Maud, Camille, Claire et Marjorie, qui m'ont accompagné durant vingt-et-un des trente-six mois de ma thèse. Vous avez tous accepté (presque) sans broncher de passer des heures, en semaine comme le week-end (et les jours fériés) sous les néons des pièces climatiques afin de mener les nombreuses expériences à bien, ou devant des kilomètres de script R à faire des simulations et analyses. J'espère sincèrement avoir réussi à vous faire partager ma passion pour mon travail et avoir apporté quelque chose à chacun d'entre vous (en plus de l'art de mieller les tubes), car une chose est sûre : vous m'avez tous apporté énormément.

Merci également aux membres de l'équipe BPI pour ces quasi-quatre années parmi vous, qui sont finalement passés bien vite : Alexandra, Anaïs, Aurélie, Cyndel, Emeline, Géraldine, Isabelle L., Isabelle Y., Lorraine, Paloma, Virginie, Didier, Eric, Ferran, Hugo, Laurent, Mouhammed et Thibaut (le vieux). Ce n'est pas un hasard si les BPIstes ont une tendance prononcée au gréganisme, que ce soit sur les tables de la cantine, au coin café ou lors des pots mensuels. Merci à Xavier de m'avoir amené sous le soleil de la côte d'Azur en 2012.

Un grand merci à Alex, Aurélie et Laurent pour avoir immédiatement accepté m'aider sur les manip quand j'en avais besoin. Merci à Eric d'avoir co-encadré avec moi durant le premier semestre 2015. Je remercie chaleureusement Gérald, Sophie, Margarita, Bastien et Chloé, mes colocataires thésards du bureau éponyme, avec qui j'ai passé d'excellents moments, au boulot comme en dehors. Merci pour l'ambiance, les discussions, les breaks, l'entraide, les sorties, les matchs, et le manger. Je remercie également les autres gens avec qui j'ai pu collaborer au sein de l'institut dans le cadre de cette thèse. Je pense notamment aux membres de l'équipe RDLB et ex-TEAPEA, que ce soit pour nous avoir aidés à relocaliser les expériences quand les pièces climatiques du 3<sup>ème</sup> étage étaient impraticables, ou pour toute la collaboration sur le projet de comptage automatique des œufs d'*Ephestia*.

Merci à mes parents, sans qui je ne serais rien (littéralement), et à ma sœur Laura. Je ne pourrais même pas commencer à énumérer toutes les raisons pour lesquelles je devrais vous remercier pour tout ce que vous avez fait pour moi durant ce dernier quart de siècle.

Enfin, j'ai une pensée émue pour les vrais héros de cette thèse : les quelques 1 138 477 trichogrammes, qui n'ont pas hésité à se sacrifier sur l'autel de la recherche scientifique. Quel que soit le microcosme et malgré les conditions variables des pièces climatiques, ils ont vaillamment arpenté les interminables parois des tuyaux en plastique pour s'élancer à la découverte de l'inconnu (i.e. le tube d'à côté). Je n'oublie pas non plus tous les trichogrammes de mon élevage, qui m'auront fourni des oeufs parasités (presque) systématiquement durant plus de 100 générations, bonne continuation pour au moins cent générations encore au sein du CRB.

## SOMMAIRE

I.	Introduction générale.....	7
1.	Qu'entend-on par « invasion » ? .....	7
2.	Le processus invasif .....	11
3.	L'aire d'introduction .....	14
4.	L'établissement .....	20
II.	Modèles et microcosmes .....	29
1.	Le dialogue entre deux approches .....	29
2.	Simulation .....	31
3.	Expérimentation .....	33
III.	There and back again.....	37
	Article 1 : Interplay between connectivity and dispersal behaviour on establishment .....	44
	Article 2 : The highs and lows of dispersal: how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes .....	66
IV.	The dispersal network .....	110
	Article 3 : It's all about connections: hubs and invasions in habitat networks .....	116
V.	The good, the bad and the empty .....	138
	Article 4 : Clustered or scattered? The impact of habitat fragmentation on the establishment and early spread of an introduced population .....	143
VI.	Imitation of life.....	168
	Article 5 : De l'utilisation de microcosmes pour le test d'hypothèses en biologie de l'invasion.....	170
VII.	Discussion générale.....	183
1.	Principaux résultats .....	183
2.	Au-delà de l'effectif .....	192
3.	Quelles perspectives pour les introductions ? .....	196
4.	Conclusion.....	199
VIII.	Bibliographie.....	201

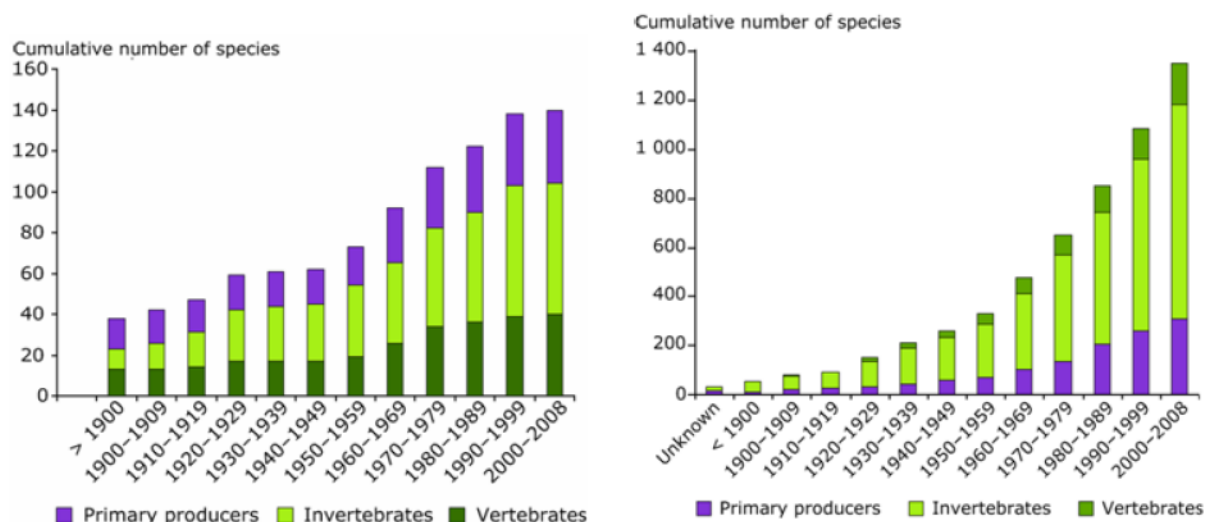
# I. INTRODUCTION GENERALE

## 1. Qu'entend-on par « invasion » ?

Si l'écologie est souvent considérée comme une discipline jeune par rapport à d'autres champs disciplinaires au sein même de la biologie – le terme lui-même n'étant apparu que vers la fin du XIXème siècle (Schwarz and Jax 2011) –, l'étude des invasions biologique comme discipline scientifique en est à ses balbutiements. Après tout, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, l'ouvrage fondateur de Charles Elton, n'a été publié qu'il y a cinquante-sept ans. Encore aujourd'hui, les contours et définitions majeures de la biologie de l'invasion sont fluctuants, et font l'objet de discussions et débats (Davis and Thompson 2001, Colautti and Richardson 2009), qui vont jusqu'à pousser certains à remettre en cause l'utilité même de la discipline (Valery et al. 2013). Même la question la plus fondamentale : **qu'est-ce qu'une invasion biologique ?** n'est pas aussi simple qu'il y paraît.

### *1.1. Différents contextes*

Historiquement, les invasions sont avant tout des **introductions fortuites** d'espèces exotiques, pouvant mener à des proliférations incontrôlées. Elton (1958) compare ainsi « l'explosion écologique » que représente une invasion à la bombe atomique, avant de développer des exemples tels que les invasions de rats par voies maritimes ayant participé à répandre la peste bubonique. Alors qu'il insiste déjà sur l'ubiquité de ces introductions fortuites, leur nombre a augmenté de manière vertigineuse durant le siècle dernier (Figure 1), et elles sont désormais une préoccupation majeure (Lambdon et al. 2008, Simberloff et al. 2013). En 1993, l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) a mis en place le *Invasive Species Specialist Group* (ISSG) pour lutter contre ce qu'elle considère être



**Figure 1 :** Augmentation du nombre cumulé d'espèces exotiques envahissantes présentes dans 11 pays européens (Allemagne, Danemark, Estonie, Finlande, Islande, Lettonie, Lituanie, Norvège, Pologne, Russie, Suède) en eau douce (à gauche) et en milieu marin (à droite) entre 1900 et 2008. D'après l'Agence Européenne pour l'Environnement (EEA).

une menace majeure pour la biodiversité, et la deuxième cause d'extinction d'espèces à l'échelle planétaire (Vitousek et al. 1997, Pagad et al. 2015).

Comme souligné par Elton (1958), le premier problème est sanitaire. Un exemple bien connu est celui de l'invasion des moustiques du genre *Aedes*, vecteurs par exemple de la dengue et de la fièvre jaune (Lounibos 2002). Les introductions fortuites peuvent également poser des problèmes économiques, à deux niveaux. Tout d'abord, elles sont coûteuses par les dégâts qu'elles occasionnent. Williams et al. (2010) ont estimé que les dégâts associés aux espèces invasives dans le Royaume-Uni seul ont coûté 1,7 milliards de livres sterling en 2010. Une étude d'Aukema et al. (2011) indique que les insectes invasifs occasionnent en tout 830 millions de dollars américains de dégâts aux Etats-Unis en une année. Le deuxième coût est celui de la lutte, qui augmente avec la progression de l'invasion (Simberloff et al. 2013). L'éradication du capricorne asiatique *Anoplophora glabripennis*, un coléoptère invasif en Grande-Bretagne, est par exemple estimée à plus d'1,3 milliards de livres sterling (Williams et al. 2010).

Cependant, toutes les introductions d'espèces ne sont pas le fruit du hasard. Si Elton (1958) fait le parallèle entre les introductions fortuites et la bombe atomique, les



**introductions volontaires** sont alors à rapprocher de la fission contrôlée. L'objectif ici est de planifier l'introduction d'une espèce dans un nouvel environnement. On retrouve les introductions volontaires principalement dans deux contextes : la conservation et la lutte biologique. En biologie de la conservation, les introductions volontaires concernent la plupart du temps les réintroductions d'espèces dans leur aire d'origine (Seddon et al. 2007, Armstrong and Seddon 2008). Puisque ces espèces protégées sont généralement en déclin, la persistance et la prolifération des individus sont des enjeux importants en termes de biodiversité. Par ailleurs, la lutte biologique, une alternative à la lutte chimique par pesticides, utilise notamment l'introduction d'organismes (des « agents ») pour contrôler l'impact de ravageurs de cultures (Paulitz and Belanger 2001, Moran et al. 2005). L'enjeu est économique : maximiser la persistance et la prolifération des auxiliaires après l'introduction afin d'optimiser les régulations biologiques qu'ils apportent.

Ces différences de contexte d'introduction ont tendance à structurer les communautés scientifiques, jusque dans la terminologie utilisée. Par exemple, on reproche souvent à la discipline d'utiliser un vocabulaire « guerrier » et « xénophobe », pouvant influencer le public et les décideurs (e.g. Brown and Sax 2004, Larson 2005), vocabulaire utilisé uniquement pour les introductions fortuites. Les différences entre ces deux contextes justifient-elles de limiter la biologie de l'invasion à certains types d'introductions ? La distinction repose sur des critères anthropocentriques, et même ceux-là ne sont pas absolus. En effet, les introductions contrôlées ont aussi connu des ratés. C'est par exemple le cas de la coccinelle asiatique *Harmonia axyridis*, dont des populations utilisées initialement pour la lutte biologique sont depuis devenues invasives à différents endroits du monde (LaMana and Miller 1996, Koch 2003, Brown and Sax 2004). Dans ce manuscrit, nous allons adopter une définition inclusive du terme « invasion », comme l'ensemble des introductions d'espèces dans un nouveau milieu.



Fortuites ou volontaires, les introductions sont finalement assez proches dans leur fonctionnement.

## ***1.2. Le processus d'invasion comme point commun***

La séparation entre les introductions fortuites et volontaires s'appuie avant tout sur l'impact de l'espèce introduite sur son aire native, que ce soit l'environnement abiotique ou la communauté présente. Une autre approche consisterait à se concentrer sur le devenir de l'espèce, plutôt que son effet. Dans ce manuscrit, nous allons appeler **processus d'invasion** l'ensemble des événements vécus par une population à partir de son arrivée dans un nouvel environnement. Différentes descriptions de processus d'invasion ont été proposées, pour différents organismes dans différents contextes (Williamson and Fitter 1996, Richardson et al. 2000, Colautti and MacIsaac 2004, Levine et al. 2004). Pourtant ces descriptions présentent des similarités importantes, si bien que d'autres études ont par la suite proposé des définitions « unifiées » du processus d'invasion (Catford et al. 2009, Blackburn et al. 2011). Leur structure est toujours celle d'une séquence d'étapes, de l'introduction des individus à leur propagation à travers le paysage, que la population doit franchir. Systématiquement, le franchissement de ces étapes dépend des capacités des individus introduits à par exemple survivre, se reproduire, ou disperser au sein de leur aire d'introduction.

Prédire le déroulement des invasions est un objectif majeur en biologie de l'invasion (Mack et al. 2000, Kolar and Lodge 2001). En particulier, identifier les facteurs sous-tendant la réussite ou l'échec des introductions est crucial, que ce soit dans le but d'empêcher la propagation d'une espèce invasive ou de favoriser une introduction volontaire. Le processus d'invasion est alors un élément central, puisqu'il décrit le devenir de la population introduite. Puisqu'il présente des points communs à toutes les invasions, son étude va de plus être généralisable à tout un ensemble de contextes. Dans la suite de ce manuscrit, nous allons

définir plus en détail les étapes composant le processus d'invasion, ainsi que les mécanismes intervenant à chacune des étapes.

## 2. Le processus invasif

### 2.1. Une séquence d'étapes

Le processus d'invasion s'articule toujours au moins autour de trois grandes étapes, qui sont dans l'ordre : l'**introduction** [correspondant à la *geographical barrier* selon Richardson et al. (2000), c'est-à-dire l'impact de ], l'**établissement** [*establishment* selon Williamson et Fitter (1996), *environmental and reproductive barriers* selon Richardson et al. (2000)] et l'**expansion** [*spread* selon Williamson et Fitter (1996), *dispersal barrier* selon Richardson et al. (2000)].

L'introduction correspond à l'arrivée des individus dans un nouvel environnement, et implique donc le transport d'individus depuis leur aire d'origine. Si l'origine des introductions volontaires est évidente, c'est l'intensification des échanges humains et commerciaux à l'échelle mondiale qui a favorisé l'augmentation spectaculaire du nombre d'introductions fortuites durant les derniers siècles (Mack et al. 2000, Richardson et al. 2000, Hulme 2009).

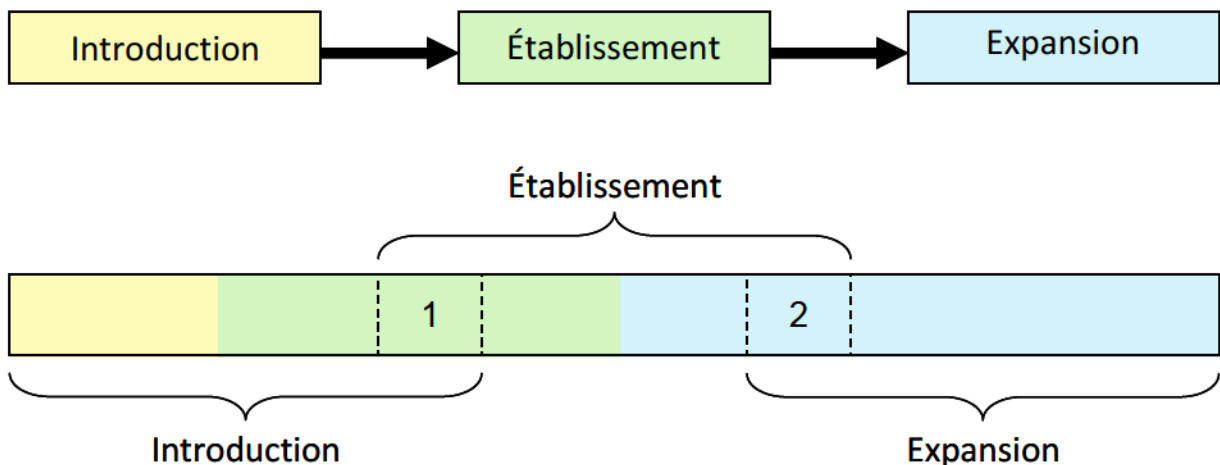
L'établissement correspond à la persistance d'une population de manière autosuffisante dans le site d'introduction. Il dépend avant tout de mécanismes pouvant influencer la reproduction et la survie des individus, et donc le taux de croissance de la population. Les facteurs influençant l'établissement peuvent être intrinsèques à la population, comme sa taille (Lockwood et al. 2005, Simberloff 2009) ou sa diversité génétique (Sakai et al. 2001, Dlugosch and Parker 2008, Hufbauer et al. 2013), ou extrinsèques, tels que l'impact

des conditions abiotiques (Sher and Hyatt 1999, Davis et al. 2000) ou de la communauté résidente (Levine and D'Antonio 1999, Kennedy et al. 2002, Shea and Chesson 2002)

L'expansion correspond à la propagation des individus au-delà de l'aire d'introduction et la colonisation de nouveaux habitats. Cette étape implique donc des déplacements d'individus, mais de manière moins ponctuelle et sur des distances moins importantes que pour l'introduction. Les processus influençant l'expansion sont donc généralement liés à la dispersion, par exemple la mortalité de dispersion ou la dispersion à longue distance (Shigesada et al. 1995, Caswell et al. 2003). Cependant, l'avancée d'une invasion se fait par colonisations successives. Chacune de ces colonisations dépend donc des mêmes mécanismes que l'établissement initial (Blackburn et al. 2011).

## 2.2. Des limites floues

Si ces étapes sont généralement présentées comme successives, rien ne suggère qu'elles sont strictement limitées. Il existe donc des zones de chevauchement où elles sont susceptibles de s'influencer mutuellement (Figure 2). La première est entre l'introduction et



**Figure 2** : En haut : représentation schématique « classique » du processus d'invasion. Les étapes d'introduction, d'établissement et d'expansion arrivent de manière successive. En bas : représentation schématique du processus d'invasion que nous considérons ici. Les différentes étapes s'étalent dans le temps et se chevauchent. La zone 1 correspond au chevauchement entre l'introduction et l'établissement. La zone 2 correspond au chevauchement entre l'établissement et l'expansion.

l'établissement. En effet, l'arrivée d'individus dans une nouvelle aire géographique n'est pas un élément ponctuel, elle peut s'étaler dans le temps (e.g. Drury et al. 2007, Wittmann et al. 2014). Par conséquent, de nouveaux individus peuvent être introduits alors que la population introduite fait déjà face aux pressions associées à l'établissement. Cet apport en individus va augmenter son effectif et sa diversité génétique (Dlugosch and Parker 2008), et donc le succès d'établissement.

La deuxième zone de chevauchement est entre l'établissement et l'expansion. D'une part, la dispersion, généralement associée à l'expansion, peut influencer l'établissement. Les individus introduits peuvent émigrer et quitter le site d'introduction dès le début de l'invasion, avant que la population introduite soit durablement établie. Comme l'arrivée d'individus, cette émigration va modifier l'effectif et la composition génétique de la population, et donc également influencer l'établissement (Kean and Barlow 2000). D'autre part, le taux de dispersion lui-même peut être influencé par la dynamique locale de la population introduite, on parle alors de **dispersion densité-dépendante**. Cette dispersion densité-dépendante peut être positive (les individus émigrent plus depuis les grandes populations) ou négative (les individus émigrent plus depuis les petites populations) (Enfjall and Leimar 2005, Matthysen 2005). Par exemple, Altwegg et al. (2013) ont montré par simulations que la densité-dépendance positive d'émigration a tendance à ralentir l'expansion des populations introduites.

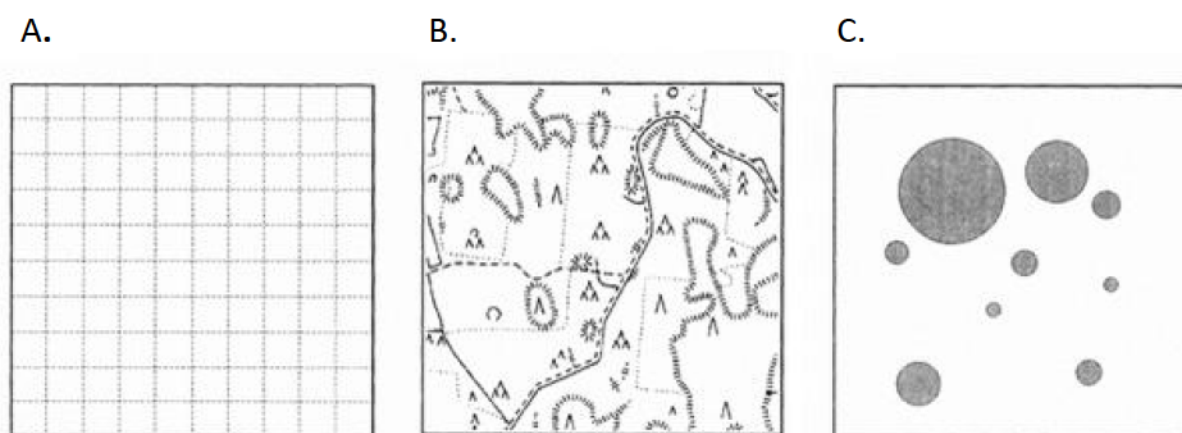
Dans la suite de cette thèse, nous allons nous concentrer en particulier sur l'étape d'établissement, et ses zones de chevauchement avec les deux autres étapes. Comme nous l'avons vu, les mécanismes influençant l'établissement ne sont pas limités au site d'introduction seul, mais à une zone plus large incluant son voisinage proche, que nous allons nommer **l'aire d'introduction**.



### 3. L'aire d'introduction

#### 3.1. *Un environnement spatialement structuré*

L'aire d'introduction est le plus souvent un environnement spatialement structuré en une mosaïque hétérogène d'habitats variés, que nous appellerons par la suite un **paysage** (Turner et al. 2001). Il existe tout un gradient de complexité et de réalisme dans la manière de prendre en compte cet aspect spatial. D'un côté, on trouve les aires uniformes, qui sont souvent des maillages utilisés dans des études théoriques ne s'intéressant pas à l'hétérogénéité spatiale (e.g. Kean and Barlow 2000, Drury et al. 2007, Kanarek et al. 2013). A l'opposé, il y a les représentations utilisées dans de cas d'études d'invasions dans des aires d'introductions réelles, avec une représentation particulièrement fidèle de l'espace. Dans cette thèse, nous considérerons l'aire d'introduction comme un ensemble de patchs d'habitat (où l'espèce introduite peut survivre et se reproduire) dans une matrice composée de non-habitat (que l'espèce introduite ne peut que traverser pour rejoindre d'autres patchs) (Figure 3). Cette approche intermédiaire est d'un niveau de complexité suffisant pour étudier les processus en jeu lors de l'établissement d'une population introduite, tout en conservant une importante généralité dans les conclusions que nous pouvons tirer (Hanski 1998).



**Figure 3** : Niveaux de complexité dans la prise en compte de la structure du paysage. A : paysage en grille, généralement utilisé dans les études théoriques ; B : représentation d'un paysage réel afin d'étudier un cas précis ; C : représentation en patchs d'habitat (cercles gris) dans une matrice de non-habitat, que nous avons utilisé ici. D'après Hanski (1998)

### ***3.2. La connectivité du paysage***

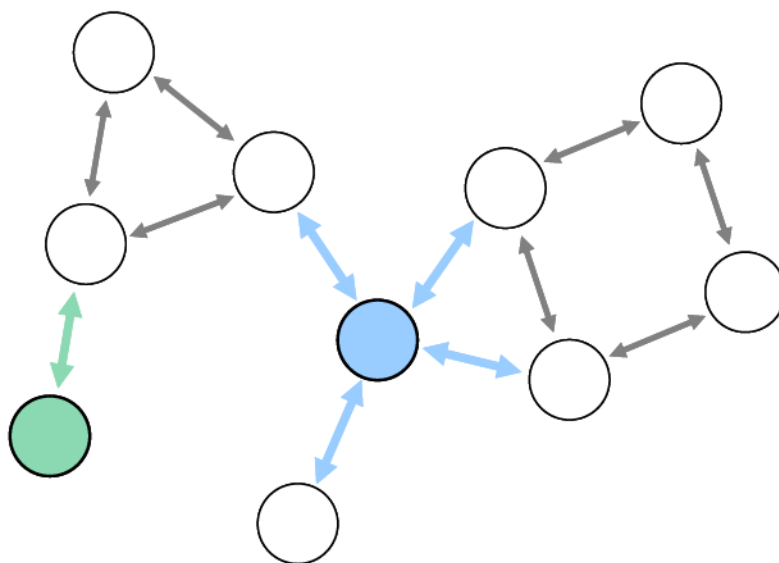
Introduite initialement par Merriam (1984), la connectivité a été définie par Taylor et al. (1993) comme « le degré auquel le paysage facilite ou freine le mouvement des organismes entre les patchs de ressources ». Des articles de revue de Tischendorf et Fahrig (2000), puis de Kindlmann et Burel (2008) suggèrent que ce concept a depuis été utilisé de différentes manières, et qu'il est désormais nécessaire de préciser ce que l'on entend par « connectivité », ce que nous allons faire ici. Tout d'abord, il est possible d'envisager la connectivité comme une caractéristique **du paysage** lui-même, ou comme une caractéristique **du patch** (Moilanen and Hanski 2001, Tischendorf and Fahrig 2001). Dans le premier cas, les éléments constituant le paysage et particulièrement ceux de la matrice sont explicitement considérés. Par conséquent, la connectivité du paysage correspond alors à l'interaction entre les individus et ces différents éléments. Dans le deuxième cas, la structure de la matrice est considérée de manière implicite. La connectivité des patchs est alors mesurée comme l'intensité des flux de dispersion entre un patch et un autre dans le paysage, sans prise en compte du déplacement réel des individus entre les deux (Moilanen and Hanski 2001).

Il existe également une distinction entre la connectivité **structurelle** et la connectivité **fonctionnelle**. La première correspond simplement à la configuration du paysage, telle que la disposition spatiale des patchs (Metzger and Decamps 1997, Calabrese and Fagan 2004, Baguette and Van Dyck 2007). Ce type de connectivité est une caractéristique intrinsèque au paysage lui-même. La connectivité fonctionnelle en revanche, correspond à la réponse comportementale des individus à la structure du paysage (Tischendorf and Fahrig 2000, Goodwin and Fahrig 2002, Baguette and Van Dyck 2007). Elle dépend donc des individus, du milieu, et de leur interaction. Par exemple, la présence de voies de chemin de fer peut à la fois représenter une barrière à la dispersion pour la salamandre marbrée (Bartoszek and Greenwald 2009), ne pas influencer les déplacements pour le papillon *Pyronia tithonus*



(Vandavelde et al. 2012), et favoriser la dissémination de différentes espèces de plantes (Penone et al. 2012).

Dans cette thèse, nous considérons la connectivité à l'échelle du patch. Précisément, elle correspond ici au nombre de voies de dispersions partant d'un patch vers les autres dans le paysage. Dans notre structure en réseau, cela correspond donc au nombre de connections de chaque patch (Figure 4). Cette connectivité est structurelle. En milieu naturel, elle peut être envisagée comme la présence de corridors facilitant la dispersion à travers une matrice très défavorable (Beier and Noss 1998). Inversement, il est également possible d'imaginer que l'émigration depuis les patchs peu connectés est contrainte par des barrières à la dispersion. De telles barrières peuvent être le produit de l'homme, allant des haies (Lovei et al. 1998, Wratten et al. 2003) aux autoroutes (Riley et al. 2006, Rodriguez-Freire and Crecente-Maseda 2008). Elles peuvent aussi être naturelles, telles que barrières physiques (Rueness et al. 2003, Hayes and Sewlal 2004) ou des variations environnementales (Whitaker et al. 2003, Winemiller et al. 2008). La connectivité fonctionnelle, elle, va dépendre du comportement des individus. Particulièrement, l'impact de la connectivité sur le taux de dispersion des individus



**Figure 4 :** Représentation schématique d'un paysage de patches (cercles) reliés entre eux par des flux de dispersion (flèches). Le patch vert a une connectivité faible, il n'est connecté qu'à un autre patch dans le paysage. Le patch bleu a une connectivité plus élevée, puisqu'il est connecté à quatre patches dans le paysage

va dépendre de la stratégie de dispersion de l'espèce introduite. Chez certaines espèces, les mouvements des individus ont tendance à être aléatoires, si bien qu'ils peuvent être approximés par un processus de diffusion (Okubo 1980). Leur dispersion va alors être très fortement influencée par la structure spatiale du paysage (e.g. Gustafson and Gardner 1996, Jonsen and Taylor 2000, Haddad et al. 2003). Puisque la connectivité d'un patch représente le nombre de voies de dispersion possibles, elle va alors fortement influencer les chances que les individus quittent leur patch. Chez d'autres espèces en revanche, disperser est une décision basée sur des signaux biologiques, par exemple la condition physique chez l'écureuil (Nunes et al. 1999) et l'anguille (Edeline et al. 2006), la détection des quorums chez les fourmis (Pratt et al. 2002), ou même la recherche du gréganisme chez des poissons (Heg et al. 2008). Dans ces cas, les individus vont faire un choix de disperser, qui sera indépendant de la connectivité du patch.

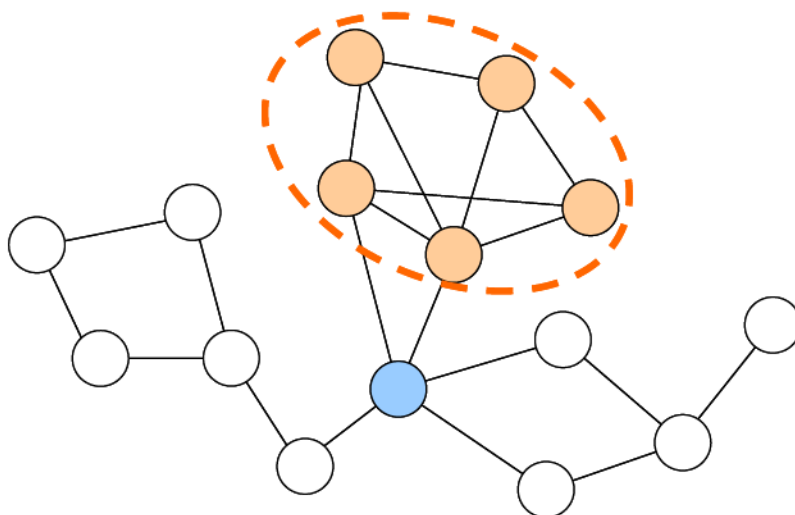
### ***3.3. L'hétérogénéité des patches***

Notre représentation de l'aire d'introduction repose sur la distinction entre des patches d'habitat et une matrice de non-habitat. Tout en conservant la même structure, il est possible d'ajouter de l'hétérogénéité entre ces patches. Celle-ci peut concerner toute une variété de caractéristiques (voir Jenerette and Shen 2012 pour une review). Dans cette thèse, nous avons considéré l'hétérogénéité dans la qualité des patches, et dans leur connectivité.

La qualité d'un environnement n'est pas une notion absolue, elle dépend de l'espèce considérée. Elle se traduit généralement par un impact sur des paramètres de la population, que ce soit son taux de croissance ou la capacité de charge du patch. Si l'on considère un site d'introduction isolé, l'impact de la qualité de l'habitat est donc triviale : plus l'environnement est favorable, plus l'établissement est probable. Dans une aire d'introduction spatialement structurée en revanche, la qualité des autres patches et leur répartition spatiale vont être

déterminantes. L'importance de la qualité du site d'introduction lui-même va diminuer, puisque les individus ont l'opportunité de disperser vers un patch éventuellement plus favorable. Hui et al. (2012) mettent ainsi en évidence une stratégie de type *good-say, bad-disperse* chez l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*). Dans l'aire envahie, les individus ont un taux de dispersion plus élevé dans les habitats de mauvaise qualité afin de maximiser les chances d'en trouver un meilleur. Schreiber et Lloyd-Smith (2009) montrent également que des taux de dispersion trop importants peuvent être délétères si l'introduction a lieu dans un habitat de bonne qualité à proximité d'habitat moins favorable. De manière générale, la dispersion entre des patchs de qualités différentes peut aboutir à des dynamiques de type source-puits (Pulliam 1988, Pulliam and Danielson 1991) : une population présente dans un habitat favorable va « alimenter » les patchs défavorables proches en individus dispersants, qui ne vont pas parvenir à persister. La dispersion entre des patchs de qualité hétérogène va donc affecter la dynamique des populations introduites.

Afin d'étudier l'hétérogénéité de connectivité entre les patchs, il est nécessaire de caractériser la manière dont ils sont connectés les uns aux autres. La méthode que nous utilisons dans le cadre de cette thèse consiste à considérer la structure du paysage comme un **réseau**, les patchs d'habitat correspondant à des nœuds reliés entre eux par des flux de dispersion (Urban and Keitt 2001). La théorie entourant les réseaux est abondante, et comporte un ensemble de métriques décrivant leur structure spatiale (Minor and Urban 2007, Urban et al. 2009). Certaines de ces métriques permettent notamment de mettre en évidence les différences de connexions entre les patchs. La première que nous étudions est **l'agrégation** (*clustering*). Elle caractérise la tendance qu'ont les voisins d'un nœud (les nœuds qui lui sont connectés) à être eux-mêmes voisins (Watts and Strogatz 1998, Montoya and Sole 2002). Cette métrique indique la présence d'agrégats (*clusters*), c'est-à-dire des groupes de nœuds très connectés les uns aux autres (Figure 5). En épidémiologie, les clusters



**Figure 5 :** Représentation schématique d'un réseau comprenant un agrégat (orange) et un hub (bleu). Les nœuds de l'agrégat partagent un grand nombre de connexions entre eux. Le hub concentre tous les flux de dispersion entre la partie gauche du réseau, la partie droite et l'agrégat.

ont tendance à ralentir la transmission des pathogènes dans le réseau (Badham and Stocker 2010). On peut s'attendre au même type d'impact durant une invasion, où les individus vont avoir tendance à disperser au sein des clusters. La deuxième métrique est la **centralité** (*centrality*). Elle caractérise la tendance d'un nœud à concentrer les flux (Freeman 1979, Estrada and Bodin 2008). Les patches avec de hautes valeurs de centralité ont une connectivité beaucoup plus importante que les autres dans le réseau et sont appelé **hubs** (Figure 5). Ces hubs favorisent la dispersion des individus vers un grand nombre de patches et peuvent permettre de connecter des patches autrement très éloignés dans le paysage. Ces structures particulières, qui résultent des différences de connectivité des différents patches du paysage, vont impacter les patrons de dispersion des individus.

La structure spatiale de l'aire d'introduction et son hétérogénéité peuvent affecter la survie, la reproduction et la dispersion des individus, trois processus clé dans la dynamique des populations introduites. C'est donc un élément essentiel à prendre en compte pour comprendre la dynamique des populations introduites. Dans la suite de ce manuscrit, nous allons nous intéresser aux facteurs affectant la réussite ou l'échec de cet établissement. Ainsi, nous pourrons déterminer quel est le rôle joué par la structure spatiale de l'aire d'introduction sur le déroulement de cette étape de l'invasion.

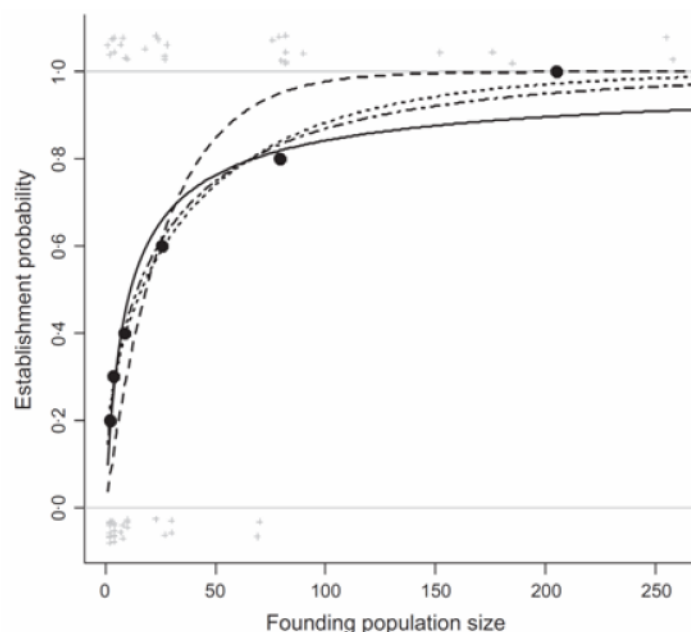


## 4. L'établissement

### 4.1. *Un problème de taille*

Si toutes les introductions ne mènent pas à une expansion de grande ampleur, c'est notamment à cause des échecs d'établissement. En 1996, Williamson et Fitter ont proposé la « règle des dixièmes », selon laquelle seulement 10% des espèces introduites parviennent à s'établir. Les taux d'établissement des introductions volontaires, initialement estimés comme tout aussi faibles (Hall and Ehler 1979, Stiling 1990), ont depuis été revus à la hausse. Par exemple, Fowler et al. (2000) ont constaté en Nouvelle-Zélande une augmentation d'environ 30% du taux d'établissement des agents de lutte biologique, par rapport à une étude antérieure de Cameron et al. (1993). Ces taux d'établissement plus élevés suggèrent donc qu'il est possible d'agir sur des facteurs sous-tendant l'établissement. Ces derniers sont nombreux, divers et variables selon l'espèce concernée (Mack et al. 2000, Sakai et al. 2001). Parmi eux, la taille initiale de la population introduite semble être cependant un facteur systématiquement déterminant (Lockwood et al. 2005, Simberloff 2009) (Figure 6). A l'issue d'une méta-analyse des causes sous-tendant l'établissement, Colautti et al. (2006) suggère même de l'inclure systématiquement comme covariable dans les analyses de facteurs déterminant l'établissement.

La taille initiale est particulièrement déterminante car elle est généralement faible. Durant les premières générations après l'introduction, les populations introduites sont de petites populations, susceptibles d'être affectées par les mêmes processus que ceux touchant les populations en déclin (Fauvergue et al. 2012). Nous allons en présenter ici deux, qui, bien que fondamentalement différents dans leur fonctionnement, ont tous les deux un impact sur le taux de croissance de la population. Le premier est la **stochasticité démographique**, qui est la manifestation de la nature aléatoire des histoires de vies des individus qui composent une

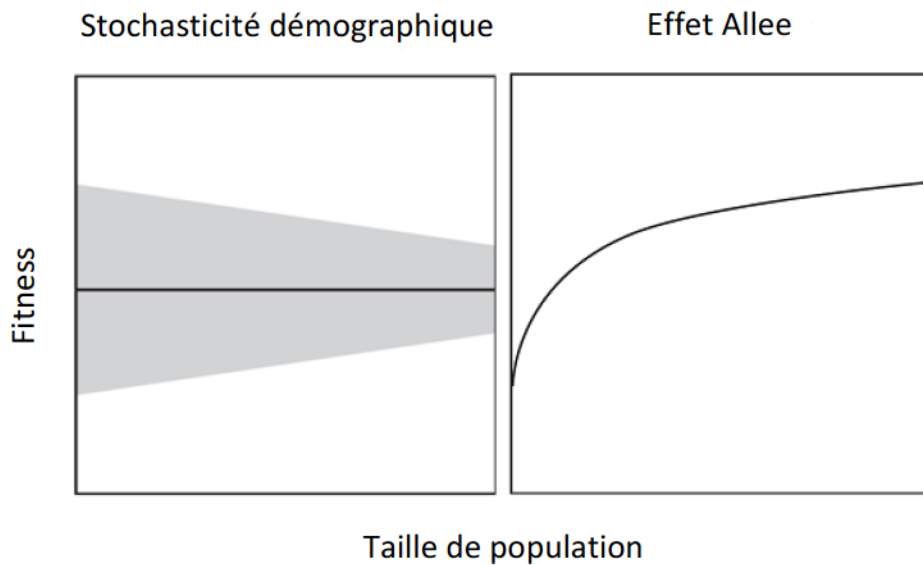


**Figure 6 :** Corrélation entre la taille initiale de population et le taux d'établissement (d'après Duncan et al. (2014), à partir des données de Memmott et al. (2005) sur des lâchers de *Arytainilla spartiophila* (Psyllidae) pour la lutte biologique. En gris les données brutes des réussites ( $y=1$ ) et échecs ( $y=0$ ) d'établissement. Les cercles noirs représentent le taux d'établissement moyen observé pour de tailles initiales de 2, 4, 10, 30, 90 et 270 individus. Les différentes courbes correspondent à des ajustements de différents modèles par Duncan et al. (2014) pour décrire la relation.

population (Engen et al. 1998). Même si on considère généralement le taux de croissance à l'échelle de la population, ce n'est qu'une moyenne calculée selon la survie et la fécondité réelles de chaque individu. Sa variance sera donc d'autant plus importante que le nombre d'individus à partir de laquelle elle est calculée sera faible (Figure 7A). Particulièrement, les risques que, par hasard, tous les individus meurent sans laisser de descendance (c'est-à-dire l'extinction de la population) augmentent rapidement quand leur nombre diminue (Lande 1993).

Le deuxième processus est l'**effet Allee**, qui correspond à une diminution de fitness à cause d'un manque d'interactions entre individus lorsqu'ils sont peu nombreux (Allee et al. 1949, Courchamp et al. 2008). On l'attribue souvent à une plus faible chance de rencontrer un partenaire sexuel à faible densité (voir Gascoigne et al. 2009 pour une review). Cependant, il peut aussi être généré par d'autres phénomènes, tels que la diminution des risques de prédation en groupe (Liermann and Hilborn 2001, Mooring et al. 2004) ou la coopération pour les soins aux jeunes (Courchamp et al. 1999). Cette diminution d'une composante de la fitness en petite population est appelée effet Allee élémentaire. Elle peut engendrer une





**Figure 7** : Moyenne (trait plein) et variance (grisé) de la fitness des individus dans la population en fonction de sa taille, avec de la stochasticité démographique (A) ou un effet Allee (B). La valeur moyenne de la fitness est constante dans le cas A, et la variance de la fitness est nulle dans le cas B. D'après Fauvergue et al. (2012).

densité-dépendance positive du taux de croissance de la population (Figure 7B). On parle alors d'effet Allee démographique (Stephens et al. 1999). Cette réduction du taux de croissance peut maintenir plus longtemps une petite population à faible effectif, et donc augmenter ses risques de s'éteindre à cause de la stochasticité démographique. Dans certains cas, l'effet Allee lui-même peut induire un taux de croissance négatif en dessous d'un seuil de taille de population (le seuil Allee), et mener une population en dessous de ce seuil à son extinction (Wang and Kot 2001).

## 4.2. La pression de propagule

En biologie de l'invasion, le terme **propagule** peut être utilisé pour qualifier un groupe d'individus introduit, ou chacun des individus de ce groupe (Simberloff 2009). Tout au long de ce manuscrit, nous utiliserons la première définition. La **pression de propagule**, un déterminant majeur de la taille initiale de la population introduite, qualifie alors le nombre total d'individus introduits (Lockwood et al. 2009). D'après Simberloff (2009) et Lockwood et al. (2005), c'est une variable composite, qui inclut la taille de propagule (le nombre d'individus introduits en une fois) et le nombre de propagules (la fréquence à laquelle les

individus sont introduits). Le nombre de propagules peut être considéré comme une composante temporelle de la pression de propagule : il permet de tenir compte du chevauchement présenté précédemment entre l'étape d'introduction et celle d'établissement. La répartition dans le temps des introductions peut à elle seule influencer le résultat d'une introduction. Plusieurs introductions successives peuvent permettre à la population introduite de dépasser un seuil d'effet Allee pour croître et s'établir (Drury et al. 2007). Une étude de Garcia-Diaz et al. (2015) sur la tortue de Floride (*Trachemys scripta*) indique que le nombre d'introductions est déterminant dans l'établissement, plutôt que le nombre d'individus introduits. Wittmann et al. (2014) suggèrent également que, lorsque l'environnement est favorable, une population introduite grandira plus rapidement si les individus sont introduits comme de nombreuses petites propagules plutôt que quelques grandes. Cependant, Mailleret et Lemesle (2009) montrent qu'en présence d'un effet Allee, l'introduction d'individus de manière étalée dans le temps plutôt que de les introduire en une fois peut faire échouer l'établissement.

Si le nombre de propagules tient compte de la dimension temporelle de l'introduction, qu'en est-il de sa dimension spatiale ? Un des deux mécanismes présenté ci-dessus, l'effet Allee, dépend par exemple davantage de la densité en individus que de leur nombre absolu (Stephens et al. 1999). On observe donc que, dans des populations sujettes à des effets Allee, la répartition spatiale des individus joue un rôle déterminant sur la persistance des populations introduites. Des résultats analytiques (Garnier et al. 2012) et de simulations (Drury et al. 2007, Kanarek et al. 2013) montrent ainsi le rôle de la distance entre les différents sites d'introduction sur le taux d'établissement des populations introduites. Cependant, les résultats de Kanarek et al. (2013) indiquent également que la dispersion des individus introduits après l'introduction peut diminuer la densité de la même manière. Ce résultat suggère que les mouvements des individus après l'introduction ont également un rôle à jouer.

### ***4.3. Les deux effets de la dispersion***

Après l'introduction, la dispersion va moduler la répartition spatiale des individus dans le paysage. Dans le cas d'une introduction unique, tous les individus sont initialement concentrés dans un seul patch, alors que le reste de l'aire d'introduction est vide. Durant les premières générations, la dispersion va donc se faire principalement dans un sens : du site d'introduction vers le reste du paysage. En modifiant à la fois la densité en individus dans le site d'introduction, et dans les autres patches, la dispersion va fortement impacter l'établissement. Pour la population dans le site d'introduction, la dispersion représente une perte d'individus qui va la maintenir à de effectifs faibles plus longtemps (Kean and Barlow 2000). Par simulations, Jonsen et al. (2007) montrent que cette diminution de la densité en individus dans le site d'introduction va augmenter les risques d'extinction précoce. De même, Robinet et Liebhold (2009) constatent chez le bombyx disparate une relation négative entre les capacités de dispersion des individus et le taux d'établissement.

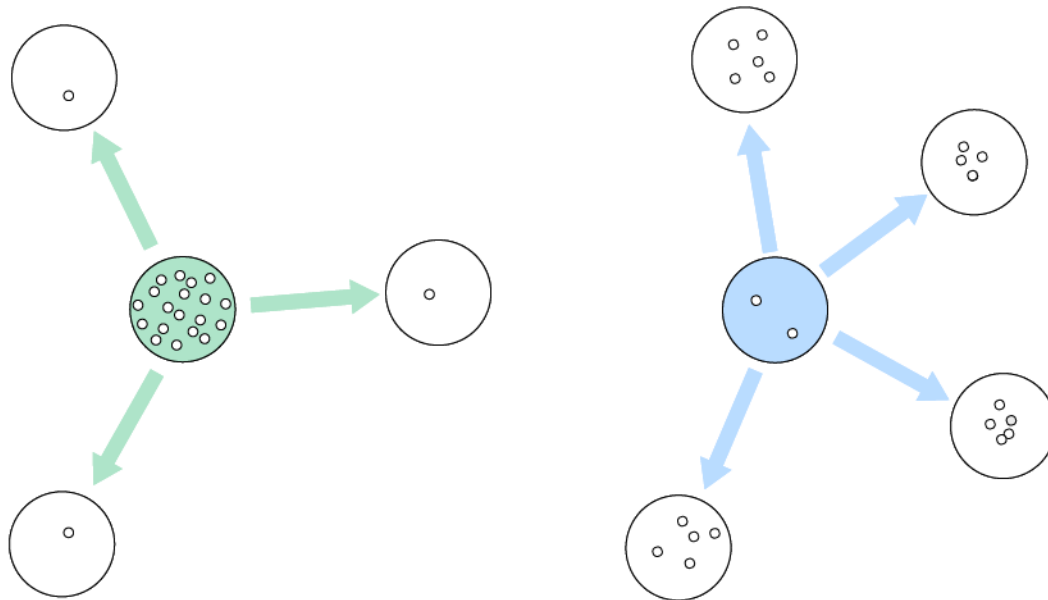
Cependant, l'impact de la dispersion est plus complexe si l'on considère le paysage dans son ensemble plutôt que le site d'introduction seul. Les individus dispersants ne disparaissent pas pour autant. S'ils parviennent à disperser vers d'autres patches dans l'aire d'introduction, ils vont avoir l'opportunité de les coloniser. Or, d'autres populations dans le paysage sont d'autant plus d'opportunités d'éviter un échec d'établissement. Ovaskainen (2002) a réalisé une revue de la littérature sur le débat SLOSS (*Single Large or Several Small*), dont le but était initialement de déterminer comment mettre en place des réserves dans le cadre de la biologie de la conservation. Les deux possibilités s'opposant sont alors de rassembler tout l'habitat en un seul grand patch, ou de le fractionner en plusieurs petits. Il conclut que, si l'on considère l'impact de la stochasticité environnementale, plusieurs petites populations sont dans l'ensemble plus persistantes qu'une seule grande. En effet, si l'on suppose que les conditions varient d'une population à l'autre, le risque que toutes s'éteignent

suite à une dégradation de l'environnement diminue lorsque leur nombre augmente. De plus, ces populations ne sont pas forcément indépendantes, elles peuvent former une **métapopulation**.

Le terme « métapopulation » désigne un ensemble de populations connectées les unes aux autres via des flux de dispersion (Hanski and Gaggiotti 2004). Sa dynamique est sous-tendue par un concept central : celui de la recolonisation (Levins 1969, Hanski and Gilpin 1991). Contrairement aux populations isolées, l'extinction n'est pas définitive dans les métapopulations : un patch vide pourra être colonisé à nouveau par des individus dispersant depuis d'autres populations locales dans le paysage. Dans un contexte d'établissement, un site d'introduction éteint pourra donc être recolonisé, si des individus introduits sont parvenus à fonder d'autres populations dans le reste de l'aire d'introduction. Même avant qu'elle s'éteigne, la dispersion d'individus vers une population fragile peut empêcher son extinction. Ce phénomène est appelé **effet rescousse** (Brown and Kodric-Brown 1977). Il a été observé chez une large gamme d'espèces, que ce soit des plantes (Piessens et al. 2004), des vertébrés (Cosentino et al. 2011, Sutherland et al. 2012) ou des invertébrés (Bilde et al. 2007). Dans le cadre des invasions, il correspondrait cette fois-ci à la dispersion vers le site d'introduction depuis le reste du paysage. Par conséquent, la métapopulation a tendance à augmenter de manière globale la persistance de la population introduite une fois formée.

Il existe un compromis entre la persistance de la population introduite à un niveau local, et la formation d'une métapopulation dans l'aire d'introduction (Figure 8). Le premier cas de figure sera possible si les individus sont nombreux à rester dans le site d'introduction, et le second s'ils sont nombreux à émigrer vers le reste du paysage. Ce compromis dépend de l'intensité de la dispersion au niveau du site d'introduction, car c'est lui qui va modifier la répartition spatiale des individus dans le paysage. Or, cette dispersion des individus elle-même dépend, au moins en partie, de la connectivité du site d'introduction.





**Figure 8 :** Représentation schématique de l'impact de la dispersion sur la répartition des individus. A gauche, la dispersion depuis le site d'introduction (vert) est faible : beaucoup d'individus restent dans le site d'introduction et les individus dispersants ont de faibles chances de coloniser les autres patches (blancs). A droite, la dispersion depuis le site d'introduction (bleu) est forte : peu d'individus restent dans le site d'introduction qui risque de s'éteindre, mais les individus dispersants sont plus nombreux et ont plus de chances de coloniser d'autres patches.

14

#### ***4.4. Problématique : structure du paysage et établissement***

La connectivité du site d'introduction est primordiale, car c'est la première à influencer l'établissement. En modifiant la facilité avec laquelle les individus quittent le patch d'introduction, elle impacte la dynamique de la population introduite dès le début de l'invasion. Cependant, nous avons identifié précédemment d'autres facteurs impactant la dynamique des populations introduites. Certaines configurations des connexions entre les patches peuvent créer des agrégats ou des hubs de connectivité, qui vont aussi affecter les patrons de dispersion dans le paysage. La proximité entre des patches de bonne et de mauvaise qualité peut favoriser l'instauration de dynamiques source-puits, qui vont impacter les dynamiques des populations concernées. En traitant ces différents aspects de la structure spatiale du paysage, ce manuscrit cherche à répondre à la problématique suivante : **Quel est l'impact de la structure spatiale de l'aire d'introduction sur l'établissement des**

**populations introduites ?** Cette problématique est déclinée dans les trois chapitres suivants de ce manuscrit.

Le chapitre III traite de **l'impact de la connectivité du site d'introduction**. Plus précisément, nous nous sommes intéressés à son interaction avec la stratégie de dispersion des individus d'une part, et la pression de propagule d'autre part. Le sujet de ce chapitre est avant tout la relation entre le site d'introduction et l'aire d'introduction dans son ensemble. Par conséquent, la structure du paysage est considérée de manière très simple dans ce chapitre, sans tenir compte d'aucune hétérogénéité entre les patches.

Le chapitre IV concerne **l'impact de la structure spatiale des connexions** dans le paysage. Nous avons donc considéré explicitement tous les patches du paysage. En nous basant sur la théorie des réseaux, nous avons utilisé l'agrégation et la centralité pour caractériser les paysages entiers. Plus spécifiquement, nous avons étudié l'impact de la présence de hubs et d'agrégats de patches sur l'établissement et la colonisation de l'aire d'introduction. Ici, l'hétérogénéité du paysage concerne les connexions entre les patches et par leur qualité individuelle.

Le chapitre V est centré sur **l'impact de la répartition d'une ressource distribuée de manière hétérogène dans le paysage**. Nous avons considéré explicitement l'hétérogénéité de qualité des patches. Le facteur étudié est la fragmentation de l'habitat favorable, et son interaction avec le taux de dispersion des individus. Nous avons testé leur impact sur l'établissement et la colonisation de l'aire d'introduction.

L'approche développée dans chacun de ces chapitres est hypothético-déductive. Les études présentées dans la suite de ce manuscrit concernent différentes prédictions sur l'impact d'un aspect de la structure spatiale de l'aire d'introduction sur l'établissement. Pour formuler et tester ces prédictions, nous nous sommes appuyés sur une méthode couplant des modèles numériques et des expérimentations en microcosme. Le chapitre II détaille la méthodologie



utilisée, qui fait appel à ces modèles et expériences. Enfin en chapitre VI, je reviendrai, par une revue de la littérature, sur l'intérêt et les limites des approches en microcosmes, pour le test d'hypothèses en biologie de l'invasion.

## II. MODELES ET MICROCOSMES

### 1. Le dialogue entre deux approches

Dans chacune des études présentées dans les chapitres suivants, nous avons utilisé conjointement la modélisation et les expérimentations en microcosme de laboratoire. Ce type d'approche est notamment représentée par des travaux historiques, tels que ceux de Gause (1934), qui a montré le principe d'exclusion compétitive en se basant sur les équations de Lotka-Volterra et des expérimentations sur *Paramecium caudatum* et *Paramecium aurelia*. Plus récemment, Cushing et al. (2003) ont cherché à mieux comprendre les dynamiques des populations chaotiques à l'aide d'un modèle décrivant la dynamique de trois classes d'âge (larves, pupes et adultes), ainsi que d'expériences en microcosme sur *Tribolium castaneum* et *Tribolium confusum*. Toujours pour étudier la dynamique de populations, mais pour décrire les probabilités d'établissement et d'extinction de populations, un ensemble d'études (Drake and Lodge 2004, Drake 2005, Drake and Griffen 2009, Drake et al. 2011) a utilisé des modèles stochastiques et des expériences en microcosme sur *Daphnia magna*. Dans le domaine de la biologie de l'invasion, Melbourne et Hastings (2009) ont également utilisé des expériences sur *Tribolium castaneum* ainsi que des modèles stochastiques en espace discret pour étudier la stochasticité dans l'avancée des fronts d'invasion. Dans toutes ces études, la modélisation est utilisée pour faire émerger des prédictions théoriques et les tester expérimentalement en microcosme. Nous avons utilisé la même démarche pour tester l'impact d'un ou plusieurs facteurs liés à la structure du site d'introduction sur l'établissement.

Ces facteurs peuvent potentiellement interagir avec d'autres mécanismes affectant la dynamique des populations introduites, tels que l'effet Allee, la dispersion densité-dépendante ou la mortalité de migration. Il est donc nécessaire d'une part de pouvoir manipuler les

caractéristiques du paysage lui-même, et d'autre part de pouvoir mettre en évidence des effets malgré la stochasticité associée aux invasions. Notre approche permet les deux. D'une part, nous avons recréé des invasions dans des paysages virtuels (pour la simulation) ou artificiels (pour l'expérimentation). Dans les deux cas, l'aire d'introduction était conçue précisément pour tester le facteur qui nous intéressait. Ces dispositifs ont permis de réaliser un grand nombre d'invasions. D'une part, le grand nombre de simulations qu'il est possible de générer nous a permis de mettre en évidence des effets fins, et de tester leur robustesse. De l'autre, il est également possible de répliquer les microcosmes à l'identique, et ainsi garantir la puissance statistique dans l'analyse des résultats.

La simulation comme l'expérimentation en microcosme sont adaptées pour répondre à la question que nous nous sommes posés. Cependant, ces approches sont également complémentaires. Nous avons tout d'abord utilisé les modèles stochastiques de dynamique de populations pour dégager des prédictions sur l'impact de la structure spatiale. Nous avons pu simuler des invasions pour de larges gammes de facteurs, tout en contrôlant également l'importance de la stochasticité. Ces modèles étaient assez simples, ce qui permettait de conserver une certaine généralité, mais les résultats restaient à confirmer. L'expérimentation nous a permis de tester ces prédictions, avec de véritables individus. Bien que le microcosme soit un environnement aux conditions contrôlées, les dynamiques de véritables populations en environnement spatial sont susceptibles de modifier les résultats. En effet, Melbourne et Hastings (2009) ont montré que le déroulement d'une invasion était impacté par la stochasticité, à la fois dans la dynamique des populations et dans la dispersion des individus. Tout comme la stochasticité démographique, il existe une stochasticité de dispersion, qui est la manifestation de la nature aléatoire des événements de dispersion des individus, et qui peut également influencer les dynamiques de populations introduites. L'expérimentation permettait donc de confronter les prédictions à ce contexte stochastique, avec des individus ayant des

comportements et dynamiques plus complexes et réalistes que ceux simulés auparavant. Dans les paragraphes suivants, nous allons détailler davantage les fonctionnements et intérêts respectifs de la simulation et de l'expérimentation.

## 2. Simulation

Pour réaliser nos simulations, nous avons utilisé des modèles stochastiques décrivant la dynamique des populations dans l'espace. Pour simplifier les simulations, les modèles étaient considérés en temps discret, avec des générations non-chevauchantes. Ces modèles comportent deux composantes, que nous allons détailler brièvement ci-dessous. L'une est relative à la dynamique de la population, à un niveau local, tandis que l'autre décrit la dispersion des individus, selon la structure du paysage.

### *2.1. La dynamique locale des populations*

Selon les études, nous avons utilisé deux types de modèles. Le premier (utilisé dans les articles 1 et 3) est un modèle individu-centré, qui décrit à chaque génération la dispersion, survie et reproduction de chaque individu par des tirages aléatoires successifs dans différentes lois de probabilités. Dans ce type de modèle, la stochasticité résulte donc du tirage dans ces différentes lois de probabilité. Melbourne et al. (2007) présentent différentes manières d'incorporer plusieurs sources de stochasticité dans un modèle de ce type, qu'elle soit démographique, environnementale, ou issue de l'hétérogénéité dans les fitness moyennes de chaque individu. Dans la dynamique de population simulée par notre modèle, la stochasticité démographique concernait trois événements : l'accès de l'individu à la reproduction (une épreuve de Bernoulli), la fécondité des individus reproducteurs (le nombre de descendants de chaque individu étant tiré dans une loi de Poisson), et la survie des descendants (une autre épreuve de Bernoulli). Nous avons ici pris le parti d'utiliser une suite d'événements assez

simple, l'objectif de ces simulations étant de produire des résultats génériques et non de rester fidèle à la dynamique d'une espèce donnée. Pour cette même raison, tous les individus étaient identiques et nous n'avons pas distingué de sexes.

Le deuxième type de modèle que nous avons utilisé (dans les articles 2 et 4) était plus phénoménologique : la dynamique était décrite au niveau de la population par un modèle de Ricker (1954) , auquel nous avons ajouté un effet Allee et un bruit représentant la stochasticité à un modèle autrement déterministe :

$$x_{t+1} = x e^{r\left(1-\frac{x_t}{K}\right)\left(1-\frac{A}{x_t}\right) + \varepsilon}.$$

Ici,  $x_t$  représente la taille de la population au temps  $t$ ,  $r$  le taux de croissance intrinsèque de la population,  $K$  sa capacité de charge,  $A$  le seuil d'effet Allee et  $\varepsilon$  le bruit. La valeur de  $\varepsilon$  est tirée dans une loi normale de moyenne nulle. Sa variance est la somme de deux facteurs,  $\sigma_e^2$  et  $\sigma_d^2/x$ , représentant respectivement la stochasticité environnementale et la stochasticité démographique. Pour tenir compte de la diminution de la variance du taux de croissance de la population lorsque sa taille augmente, le facteur représentant la stochasticité démographique est divisé par la taille de la population (Lande et al. 2003, Drake and Lodge 2006). Contrairement au modèle individu-centré qui permet de simuler l'histoire de vie de chaque individu, ce modèle de Ricker modifié calcule directement un nombre d'individus en fonction de celui à la génération précédente. Il était susceptible de générer des tailles de population non entières. Pour tenir compte de la nature discrète des individus et garder des tailles de populations en nombres entiers, nous prenions systématiquement la valeur arrondie à l'entier inférieur pour déterminer la taille de population. Par conséquent, toute taille de population inférieure à 1 était ramenée à 0.

## ***2.2. La dispersion des individus***

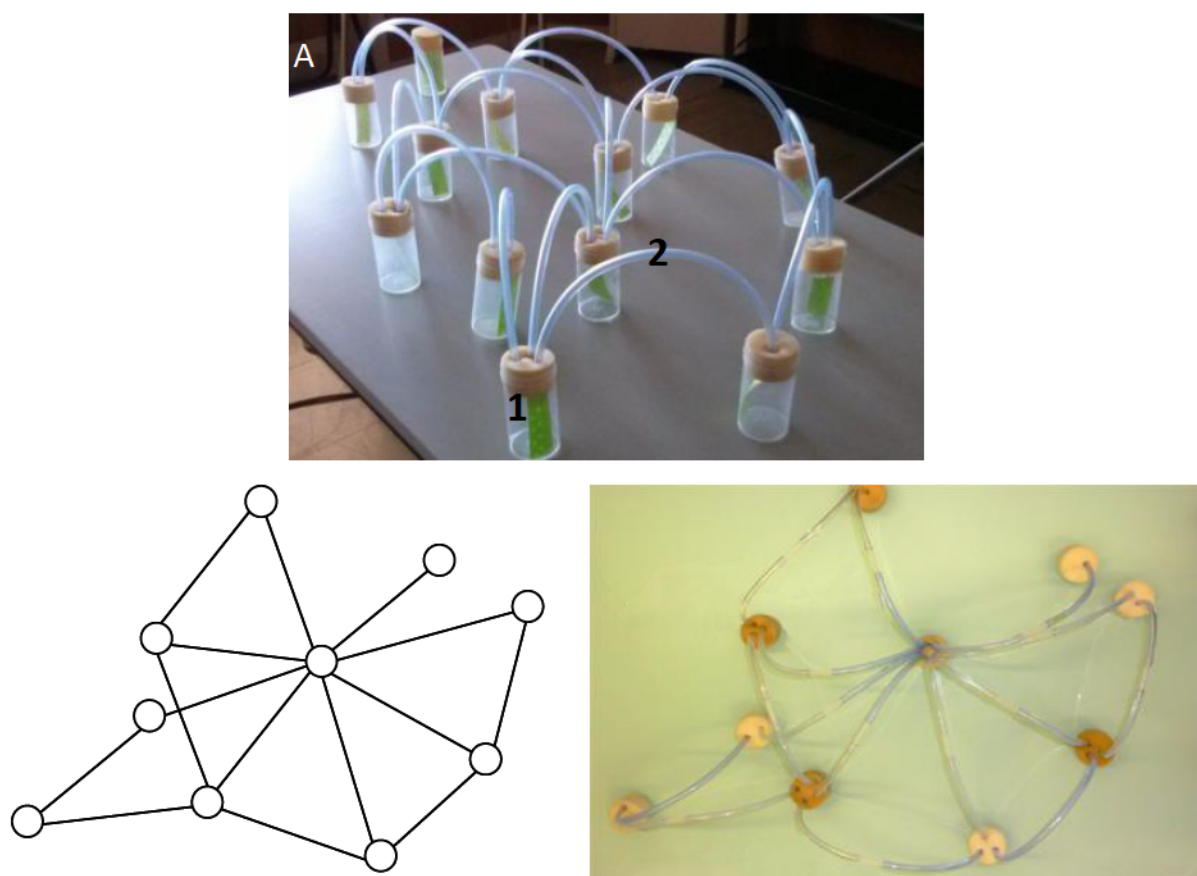


Pour représenter l'aire d'introduction dans nos modèles, nous avons choisi un formalisme en espace discret, correspondant à la structure de paysages en patchs. Ces patchs représentent des unités discrètes, qui n'ont pas explicitement de taille ou de forme. Ils sont uniquement définis par des caractéristiques liées à la dynamique de population et par leurs connexions avec d'autres patchs. Par conséquent, nous avons ignoré les mouvements intra-patch, seuls les déplacements d'un patch à l'autre étaient considérés. Dans tous les modèles présentés dans les études, les individus pouvaient éventuellement disperser par des "sauts" entre deux patchs connectés. Ces sauts étaient réalisés selon une probabilité de transition d'un patch à un autre à chaque génération. Les mécanismes tels que la densité-dépendance de dispersion influençaient ces probabilités de transition. Nous avons utilisé deux méthodes pour simuler la dispersion. La première était de répartir les individus de manière déterministe, selon des proportions correspondant aux probabilités de transitions. La deuxième était une dispersion véritablement stochastique, où le déplacement de chaque individu était tiré aléatoirement selon ces probabilités. Cette deuxième méthode nécessitait de simuler indépendamment la dispersion de chacun d'entre eux, mais permettait de tenir compte de la stochasticité existant dans la dispersion réelle des individus. Nous cherchions à simuler des dispersions ayant lieu à courte distance au sein de l'aire d'introduction, et pas des dispersions à longue distance, qui sont avant tout essentielles pour étudier la phase d'expansion (Neubert and Caswell 2000). Par conséquent à chaque génération, les individus ne pouvaient faire qu'un seul saut au maximum pour se déplacer. Ils pouvaient donc rester dans leur patch d'origine, ou aller vers un patch adjacent.

### **3. Expérimentation**

#### ***3.1. Dispositif expérimental***

Pour tester les prédictions issues des simulations, nous avons introduit des populations dans des paysages artificiels en microcosme et suivi leur dynamique d'invasion durant plusieurs générations. Les paysages étaient des réseaux de patches reliés entre eux par des corridors servant à la dispersion des individus. Les patches étaient des tubes contenant des ressources, tandis que les corridors, représentant la matrice, étaient vides (Figure 9A). Grâce à ce système modulaire, nous avons pu recréer des structures de réseaux similaires à celles considérées dans les simulations (Figure 9B, C). Nous avons la possibilité de contrôler la qualité de chaque patch à chaque génération en manipulant la quantité de ressources disponibles, ainsi que leur connectivité en les connectant avec d'autres patches, jusqu'à quinze durant les expériences. En plus de la possibilité de mettre au point des paysages spécifiquement prévus pour tester les prédictions formulées à partir de modèles,



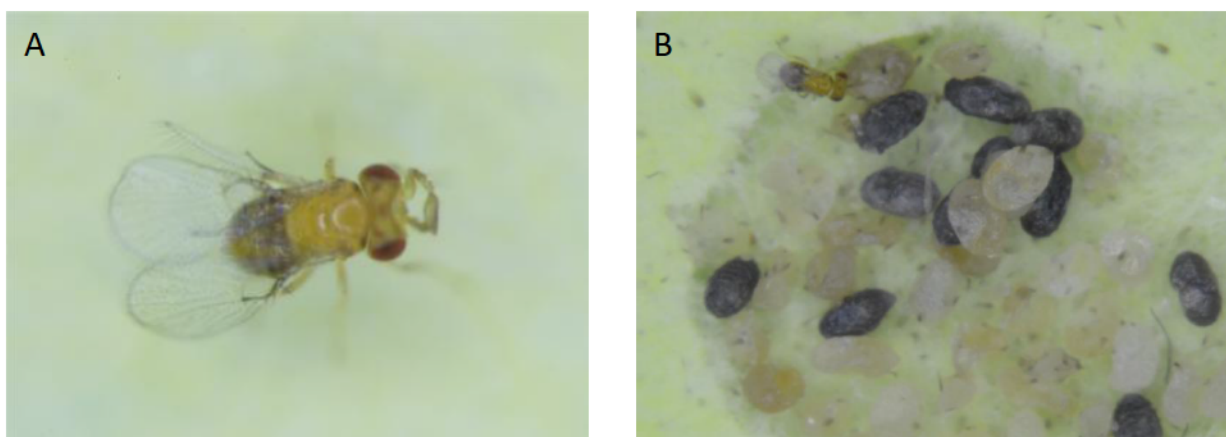
**Figure 9 :** A : Photographie du dispositif expérimental : les différents patches d'habitat (1) sont reliés entre eux par des corridors de dispersion (2). B : Représentation schématique d'une structure de réseau. C : Représentation de la même structure de réseau avec notre dispositif expérimental

l'expérimentation en microcosme nous permettait également de contrôler en partie les facteurs environnementaux tels que la température et l'humidité, et donc de réduire l'impact de la stochasticité environnementale. Enfin, nous avons pu répliquer et suivre un grand nombre d'invasions en parallèle. Cependant, pour exploiter pleinement ces avantages apportés par le microcosme, le modèle biologique utilisé devait également être adapté à une utilisation en laboratoire.

### 3.2. *Le trichogramme*

Le modèle biologique idéal pour nos expériences de laboratoire devait rassembler plusieurs caractéristiques : être de petite taille et avoir un temps de génération court, afin de pouvoir être utilisé dans des microcosmes répliqués un grand nombre de fois. Il fallait également que les individus soient aisément dénombrables tout au long des expériences, sans pour autant devoir les interrompre. Le trichogramme (*Trichogramma chilonis*), que nous avons utilisé, remplit ces critères (Figure 10A). Leur petite taille (inférieure à 1mm) et leur temps de génération court (9 ou 10 jours selon la souche utilisée) nous ont permis de suivre un grand nombre d'invasions (jusqu'à 80 simultanément) sur une durée importante (jusqu'à 10 générations).

Le trichogramme est un parasitoïde, ce qui signifie qu'un stade de son développement



**Figure 10** : A : photographie de *T.chilonis* B : photographie de *T.chilonis* sur des œufs d'*E. kuehniella*. On peut voir des œufs non parasités (blancs) et des œufs parasités (noirs).

(Eggleton and Gaston 1990). En laboratoire, il est élevé sur la pyrale de la farine (*Ephestia kuehniella*), dont les œufs sont parasités par le trichogramme (Figure 10B). Cet hôte représente un autre avantage de ce modèle biologique, pour deux raisons. Tout d'abord, il permet un comptage des larves de trichogramme, ce qui nous a permis de suivre aisément les dynamiques des populations. En effet une fois parasités, les œufs d' *E. kuehniella*, initialement blancs, deviennent noir à cause de la chitinisisation de la pupe se développant à l'intérieur. Nous pouvions calculer ce nombre par comptage sur des photographies des œufs à chaque génération. Les femelles de trichogramme peuvent discriminer les œufs non parasités des œufs parasités, dans lesquelles elles évitent de pondre (Miura et al. 1994), ce qui signifie que chaque œuf noir ne contenait généralement qu'une seule larve. Par conséquent, le nombre d'œufs noirs représentait une bonne estimation du nombre de larves de trichogrammes ayant survécu jusqu'à l'âge adulte. C'est la mesure que nous avons utilisée pour estimer les tailles de population.

Durant l'expérience, les générations étaient non-chevauchantes, et séparées en une phase adulte, qui commençait à l'émergence des individus et durait 48 heures, et une phase larvaire le reste du temps. La phase adulte était celle durant laquelle les individus pouvaient se reproduire, pondre et disperser à travers le paysage artificiel. Ils étaient ensuite retirés, et leur descendance était conservée pour former la génération suivante.



### III. THERE AND BACK AGAIN

#### Contexte

Dans ce chapitre, nous nous intéressons spécifiquement à l'impact de la connectivité du site d'introduction. Comme nous l'avons vu précédemment, elle peut affecter la dispersion des individus, ce qui peut avoir différents impacts sur la dynamique des populations introduites. Cette relation a été abordée de différentes manières dans plusieurs études théoriques. L'effet le plus direct de l'émigration des individus depuis le site d'introduction est une diminution de la taille de population. En utilisant un modèle simple dans un espace en une dimension, Kean et Barlow (2000) mettent en évidence un ralentissement de la croissance de la population introduite. En « drainant » des individus, la dispersion maintient la population introduite à un faible effectif, ce qui rend notamment sa détection plus difficile. Cependant, ils ne discutent pas ici de risques d'extinction. Ceux-ci sont en revanche abordés par Kanarek et al. (2013), qui utilisent un modèle individu centré pour simuler des introductions d'individus dans un paysage continu en deux dimensions. Ils mettent alors en évidence une relation négative entre le taux de dispersion des individus et l'établissement de la métapopulation. Le mécanisme en jeu est ici un effet Allee : la fécondité des individus augmente avec le nombre de congénères à proximité. En utilisant un modèle impliquant aussi des effets Allee, Robinet et Liebhold (2009), mettent également en évidence un effet négatif du taux de dispersion des individus sur la persistance des populations introduites. Leurs simulations sont réalisées pour décrire spécifiquement le cas du bombyx disparate (*Lymantria dispar*), qui présente deux morphotypes aux capacités de dispersion différentes. Les bombyx asiatiques peuvent voler, ce qui leur permet de disperser sur des distances plus importantes que les bombyx européens, qui en sont incapables. Toutes ces études confirment donc un effet délétère de la dispersion sur l'établissement, mais ne font pas le lien avec le potentiel impact



des caractéristiques du paysage sur cette dispersion. Celui-ci a été testé par Parlato et Armstrong (2013), sur des données de réintroduction du Miro de Garnot (*Petroica longipes*) dans 14 sites en Nouvelle Zélande. A l'aide de statistiques bayésiennes, ils identifient la connectivité du site d'introduction comme un facteur diminuant leur taux d'établissement. Cependant, cette étude n'est pas un test d'hypothèse à proprement parler, elle s'appuie sur une analyse corrélative *a posteriori* de données d'introductions réalisées *in natura* dans un cadre de conservation.

L'impact positif de la connectivité lui, est lié à des mécanismes de métapopulations, déjà bien connus et étudiés (Hanski and Gaggiotti 2004). L'idée de l'existence d'un état d'équilibre entre extinctions locales et recolonisation de patchs éteints est à la base de l'article original de Levins (1969). L'effet rescousse démontré par Brown et Kodric-Brown (1977) se base sur des concepts issus de la théorie de la biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1967). Enfin, la tendance d'une métapopulation à tamponner les effets de la stochasticité environnementale est un argument du débat SLOSS, largement discuté depuis quarante ans en biologie de la conservation (Diamond 1975, Simberloff and Abele 1982). Tous ces effets sont largement documentés, mais généralement dans le cadre de métapopulations ayant déjà atteint un équilibre démographique. Or, nous nous intéressons ici à la phase de formation de la métapopulation, avant cet équilibre. Notamment, nous cherchons à savoir si la connectivité permet de mettre en place une métapopulation dans l'aire d'introduction. En effet, l'effet délétère de la connectivité est immédiat : les individus risquent d'émigrer dès leur introduction. En revanche, son effet positif n'apparaît qu'une fois que d'autres populations susceptibles d'envoyer des migrants se sont formées dans le paysage.

Ces deux aspects relatifs à l'impact de la connectivité du site d'introduction sur l'établissement ont donc été abordés de manière indépendante. Cependant, leurs effets sont opposés : la connectivité diminue le taux d'établissement en favorisant l'émigration depuis le

site d'introduction, et elle l'augmente en favorisant la formation d'une métapopulation. Quel est donc son impact global ? Cette question est abordée par Heimpel et Asplen (2011), qui se basent sur une revue de la bibliographie ainsi que des données de lâcher de *Binodoxys communis*, un auxiliaire de lutte biologique. Ils proposent l'hypothèse que les lâchers sont les plus efficaces lorsque les individus ont des capacités de dispersions intermédiaires. Autrement dit, ils suggèrent qu'il existerait un compromis entre la persistance de la population dans le site d'introduction et la colonisation du reste du paysage. Cette hypothèse reste cependant à tester, en considérant l'impact de la connectivité de manière globale. C'est ce que nous avons proposé de faire dans les études présentées ci-dessous.

#### Etude 1 : Connectivité et stratégie de dispersion

La première étude a pour objectif de caractériser l'impact de la connectivité sur la manière dont les individus se répartissent au sein de l'aire d'introduction. Le paysage était considéré de la manière la plus simple possible : le site d'introduction d'une part, et le reste du paysage d'autre part. Avec un modèle individu-centré, nous avons simulé des invasions dans des sites d'introduction pour une large gamme de niveaux de connectivité, avec ou sans effets Allee ou mortalité de dispersion. Pour tester également l'impact de la stratégie de dispersion sur la relation entre connectivité et dispersion, nous avons considéré deux cas : soit le taux d'émigration augmentait avec la connectivité, soit il était fixé comme une proportion constante de la population. Nous avons ensuite réalisé des introductions expérimentales de *Trichogramma chilonis* dans des paysages artificiels similaires (un site d'introduction et plusieurs patchs vides) pour trois niveaux de connectivité (une, trois ou quinze connexions) et suivi les trois premières générations post-introduction.

Les résultats des simulations, comme ceux des expériences, indiquent qu'il existe, pour des niveaux de connectivité intermédiaires, un optimum pour lequel les individus introduits parviennent au mieux à simultanément persister localement dans le site

d'introduction et à coloniser le reste du paysage. Cependant, cette relation n'était observée que lorsque le taux de dispersion variait avec la connectivité. Lorsque celui-ci était fixe, nous n'observions aucun impact de la connectivité, que ce soit sur les risques d'extinction du site d'introduction ou les chances de colonisation dans le reste du paysage. Ceci suggère donc bien que la dispersion est le processus sous-tendant la relation existant entre la connectivité et l'établissement. De manière générale, la mortalité de dispersion comme l'effet Allee avaient tendance à rendre plus difficile la colonisation du paysage, respectivement en éliminant les dispersants ou en les empêchant de se reproduire après la dispersion.

## Etude 2 : Connectivité et taille de population

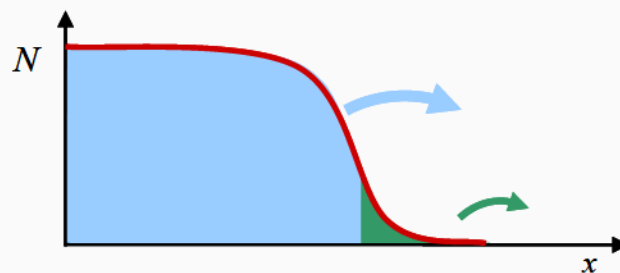
Dans la seconde étude, nous avons cherché à tester l'impact de l'interaction entre la taille initiale de la population introduite et la connectivité du site d'introduction sur l'établissement. Nous avons considéré un paysage en une dimension, c'est à dire une chaîne de patches d'habitat. Cette configuration, nous limitait à trois niveaux de connectivité (zéro, une ou deux connexions), mais elle nous permettait de suivre la formation et l'avancée des fronts d'invasion partant du site d'introduction, et donc d'étudier la dynamique spatiale à plus large échelle dans le paysage d'introduction. Or, certains patrons d'invasion, tels que les fronts dit « poussés », peuvent nous renseigner sur les mécanismes démographiques en jeu dans les populations (voir encadré).

Nous avons simulé des invasions pour les trois niveaux de connectivité et différentes tailles initiales de population. La dynamique des populations était décrite par un modèle de Ricker auquel nous avons ajouté un effet Allee et un bruit représentant l'impact des stochasticités démographique et environnementale. Nous avons testé l'impact de la stochasticté démographique seule, associée à la stochasticté environnementale ou à un effet Allee. Nous avons ensuite recréé des paysages similaires en microcosme et nous avons suivi l'invasion de *T. chilonis* durant 10 générations, pour deux niveaux de connectivité (une ou

## Les fronts d'invasion poussés et tirés

Les progressions des invasions sont caractérisées par des **fronts**, qui représentent la distribution des individus à la marge de la population introduite. L'étude du profil et de la vitesse de ces fronts a fait l'objet de nombreuses études théoriques. Un exemple classique est celui de l'équation de Fisher-KPP (Fisher 1937, Kolmogorov *et al.* 1937), qui décrit une propagation en milieu continu. Par la suite, ce type de front d'invasion a été qualifié de **tiré** par Stokes (1976), par opposition aux fronts **poussés**. Ces deux types de fronts se différencient alors par leur vitesse, et la manière dont ils avancent dans le paysage.

La propagation d'un front tiré va dépendre de la dynamique et de la dispersion des individus les plus en avant, qui sont généralement à des densités faibles. Dans les fronts poussés en revanche, ce sont les individus situés derrière, dans le cœur de la population et à des densités plus élevées, qui font progresser le front (Figure 9). Généralement, ces fronts poussés sont donc associés à un mécanisme qui empêche les individus sur le front de se reproduire ou de disperser. Le mécanisme le plus souvent invoqué est l'effet Allee (Stokes 1976, Lewis and Kareiva 1993, Roques *et al.* 2012), qui va éliminer ces individus à cause de leur faible densité. Cependant, d'autres mécanismes sont également identifiés par Bonnefon *et al.* (2014) comme susceptibles de créer le même type de front, suggérant ainsi qu'ils sont plus courants qu'on ne pourrait le penser *a priori*.



**Figure 10 :** Représentation d'un front d'invasion (rouge) comme une variation de la densité ( $N$ ) dans l'espace ( $x$ ). Dans un front tiré, les individus en avant du front (vert) font progresser l'invasion. Dans un front poussé, ce sont les individus du cœur de la population (bleu) qui le font avancer

Le mécanisme sous-tendant le caractère poussé du front peut avoir un impact sur la dynamique des populations introduites, son identification est donc importante. L'effet Allee par exemple n'empêche pas la dispersion des individus, qui continuent donc à émigrer depuis la population introduite, sans pouvoir coloniser de nouveaux patchs pour autant. La densité-dépendance de dispersion positive en revanche, aurait tendance à limiter l'émigration, préservant ainsi l'effectif de la population introduite.



deux connexions) et deux niveaux de taille initiale de population. Les résultats des simulations, ainsi que ceux des expériences, montrent une interaction entre la taille initiale de la population et la connectivité : plus le nombre d'individus introduits est faible, plus leur émigration aura un impact négatif sur l'établissement. Cependant, les simulations montrent également que, lorsque l'on prend en compte la stochasticité environnementale (qui touche de la même manière les populations quelle que soit leur taille), la connectivité peut favoriser l'établissement par la formation d'une métapopulation.

Durant l'expérience, nous avons observé un temps de latence avant la colonisation similaire à celui prédit par Kean et Barlow (2000), ainsi que des arrêts de front d'invasion d'autant plus fréquents que la taille de la population sur le front était réduite. Ceci suggérant des fronts poussés, nous avons cherché à déterminer quels mécanismes pouvaient être à l'origine de ce patron d'invasion. Par simulation, nous avons identifié l'effet Allee, la dispersion densité-dépendante positive (plus d'émigration depuis les grandes populations) et la stochasticité de dispersion. Cette dernière provient du fait que le nombre d'individus dispersants est le résultat d'événements stochastiques que sont les dispersions de chaque individu. La probabilité qu'aucun individu ne disperse est alors d'autant plus importante que le nombre d'individus susceptibles de disperser est faible. Des expériences complémentaires ont confirmé que les fronts poussés que nous observions expérimentalement étaient avant tout sous-tendus par la stochasticité de dispersion, et faiblement par la densité-dépendance de dispersion.

Ces deux études mettent en évidence une relation non-linéaire entre la connectivité et le taux d'établissement des populations introduites. Elles confirment donc l'hypothèse d'Heimpel et Asplen (2011) sur l'existence d'un niveau de connectivité faisant le compromis entre persistance dans le site d'introduction et colonisation du paysage. Nous avons également vu que de nombreux facteurs agissant sur la croissance des populations ou sur la dispersion



des individus étaient susceptibles de modifier le patron de colonisation. Cette étude met en évidence un mécanisme identifié pour la première fois en biologie de l'invasion comme générant des fronts poussés : la stochasticité de dispersion. Les différents facteurs identifiés peuvent avoir différents impacts sur l'établissement. D'un côté, des mécanismes tels que l'effet Allee ou la mortalité de dispersion peuvent empêcher la colonisation, sans pour autant diminuer l'émigration depuis le site d'introduction. De l'autre, des mécanismes tels que la dispersion densité-dépendante vont potentiellement diminuer le nombre d'émigrations, et ainsi préserver les petites populations des effets délétères de la connectivité.

**Article 1 : Interplay between connectivity and dispersal behaviour on  
establishment**

Morel-Journel, T., C. Piponiot, L. Mailleret and E. Vercken. *En préparation.*

1 An optimal connectivity level for establishment and colonization

2

3 Thibaut Morel-Journal<sup>1\*</sup>, Camille Piponiot<sup>1</sup>, Ludovic Mailleret<sup>1,2</sup>, Elodie Vercken<sup>1</sup>

4

5 <sup>1</sup> INRA, Univ. Nice Sophia Antipolis, CNRS, UMR 1355-7254 Institut Sophia Agrobiotech,  
6 06900 Sophia Antipolis, France

7 <sup>2</sup> INRIA, Biocore, 06902 Sophia Antipolis, France

8

9 \*Corresponding: [thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr](mailto:thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr)

## INTRODUCTION

Invasions are classically seen as a sequential process subdivided in multiple steps (Williamson and Fitter 1996, Blackburn et al. 2011). While dispersal is often associated with the invasive spread of introduced individuals across their new environment (With 2002, Blackburn et al. 2011), it is also a key mechanism intervening earlier in the invasion process. More specifically, dispersal has two opposite effects on establishment. On the one hand, early emigration from the introduction site slows down the growth of an already small introduced population (Kean and Barlow 2000) and can lead to establishment failures (Robinet et al. 2008, Kanarek et al. 2013). On the other hand, if many individuals disperse shortly after introduction, they also have higher chances of quickly colonizing habitats beyond the introduction site. The new colonies formed could then increase the persistence of the population in the introduction site (Brown and Kodric-Brown 1977), or even recolonize it if it went extinct (Hanski and Gaggiotti 2004). Knowing how individuals disperse from the introduction site in the first generations after introduction is therefore critical to evaluate establishment probabilities.

Introduction sites are usually located within landscapes, i.e. collections of habitat patches reachable by dispersal. In addition to the characteristics of the invading organism, those of the landscape itself can influence the dispersal pattern. In this study, we consider the impact of connectivity, which is the degree to which landscape facilitates or impedes movement among habitats (Taylor et al. 1993, Tischendorf and Fahrig 2000). However, this definition encompasses a large range of measures at different spatial scales (Calabrese and Fagan 2004, Kindlmann and Burel 2008). We refer more specifically to the connectivity of the introduction site, i.e. the number of ways individuals can disperse from this patch to another one in the landscape (Moilanen and Hanski 2001, Tischendorf and Fahrig 2001). Depending on the species considered, connectivity can have different impacts on the dispersal

rate. Indeed, dispersal propensity can be heavily affected by landscape features for some species (e.g. Gustafson and Gardner 1996, Haddad et al. , Schtickzelle et al. 2006), but it can also rely on biological signals to disperse, e.g. physiological condition (Nunes et al. 1999, Edeline et al. 2006) or quorum sensing (Pratt et al. 2002), which will be independent of the spatial location of the population. We investigated the impact of connectivity for two dispersal behaviours, that we will refer to as “random” and “non-random” thereafter. The first corresponds to individuals moving randomly within patches and dispersing when they find an opportunity to do so, while the second corresponds to individuals whose decision to disperse was set as a fraction of population size, regardless of the dispersal opportunities. Connectivity was expected to increase dispersal rate, but only when individuals moved at random, similarly to a diffusion process (Okubo 1980).

To test the impact of the introduction site connectivity, we developed an individual-based model describing population dynamics in discrete space, and simulated invasions in introduction sites with varying levels of connectivity. In addition, we tested the impact of two mechanisms. The first one is dispersal mortality, and the second one is the Allee effect (Allee et al. 1949, Courchamp et al. 2008), which corresponds to a decrease in the growth rates of small populations. If the growth rate becomes negative, it can bring them to extinction (Wang and Kot 2001). Both can hamper dispersal: dispersal mortality eliminates dispersing individuals, and the Allee effects prevent their persistence in a new patch if they are not numerous enough. The model predictions were then tested by performing artificial introductions of minute parasitoid wasps (*Trichogramma chilonis*) in artificial laboratory landscapes. We evidenced a non-linear relationship between connectivity and establishment when dispersal was random. These results suggest an optimal connectivity level which maximizes the establishment success of introduced populations, both at the local and the landscape scale.



## MATERIAL AND METHODS

### Model

We simulated invasions in a landscape of patches arranged in a star-shaped network, with one central patch (the introduction site) connected to  $k$  peripheral patches (Figure 1). Once individuals attained a peripheral patch, they could exit the landscape, with no possibility of return. To describe population dynamics, we used an individual based model with non-overlapping generations. Each one was split in two successive phases: dispersal and local population growth. The model is detailed in Appendix 1. If individuals' dispersal behaviour was random, their dispersal propensity  $p$  increased with the number of connections  $n$ :

$$p = 1 - (1 - p_1)^n, \quad (1)$$

with  $p_1$  the probability that an individual disperses when  $n = 1$ . In the non-random dispersal case, the probability an individual dispersed  $p$  did not depend on  $n$ . If they survived dispersal (with probability  $1-m$ ), emigrating individuals were then distributed into the neighboring patches with equal probability. During the growth phase, access to reproduction depended on a density-independent parameter  $r$  and a parameter  $\gamma$  describing the intensity of Allee effects. Reproducing individuals then produced offspring depending on their fecundity  $\beta$  and a density-dependent competition parameter  $\alpha$ . Offspring survived until adulthood with probability  $s$  to form the population at the next generation.

This model was used to simulate the first generations of an invasion with the R software (R Development Core Team 2015), for  $r = 0.4$ ,  $s = 0.1$ ,  $\alpha = 0.01$ ,  $\beta = 30$ ,  $p_1 = 0.1$  for random dispersal and  $p = 0.19$  for non-random dispersal. The values of  $p_1$  and  $p$  were chosen so that the emigration rates from peripheral patches were identical for random and non-random dispersal, i.e.  $p = 1 - (1 - p_1)^2$ . We tested the impacts of the dispersal strategy on establishment for different numbers of peripheral patches connected to the introduction site.

We simulated cases without Allee effects or dispersal mortality, with an Allee effect, or with dispersal mortality. Because of the stochastic nature of the model, each parameter combination was simulated 5000 times. After three generations, we computed the proportion of simulations where (i) there were individuals in the introduction site, (ii) there were individuals in at least one of the peripheral patches, (iii) there were individuals in both the introduction site and the peripheral patches. To evaluate the impact of the different parameters on these proportions, we computed the part of deviance explained by logistic regressions including the number of peripheral patches  $k$ , the strength of the Allee effect ( $\gamma = 0$  or  $\gamma = 3$ ) and the strength of dispersal mortality ( $m = 0$  or  $m = 0.7$ ).

## Experiment

To test the model predictions, we performed introductions of *Trichogramma chilonis* in laboratory microcosms and recorded population dynamics for three generations. The experimental design is detailed in Appendix 1. The landscapes used were similar to those used in the simulations, with one central patch where we introduced the individuals and one, seven or fifteen peripheral patches initially without individuals (Figure 1). The experiment replicates was split into three blocs, each containing five replicates of every treatment

As in the simulations, we investigated the impact of the number of connections on the extinction rate in the introduction site and the colonization rates of the peripheral patches. The former was computed as the proportion of replicates where the introduction site went to extinction at least once during the three generations of the experiment. The latter was the proportion of replicates where there was at least one colonization outside the introduction site. Both were analyzed with binomial generalized linear mixed model, with the experimental block as a random effect. To account for potential non-linear relations, we tested a linear and a quadratic relationship with the number of connections, and selected the best model among

all candidates was selected using lowest AICC (Burnham and Anderson 2004).

## RESULTS

### *Simulations*

Connectivity of the introduction site had no impact on its persistence or the colonization of peripheral patches when dispersal was non-random, with very little deviance explained by the number of connections in both cases (Table 1, Figure 2D, E, F). However, when individuals dispersed randomly, connectivity decreased the persistence of the introduction site population and increased the colonization probability of peripheral patches (Table 1, Figure 2A). Therefore, the proportion of simulations where both the introduction site and the peripheral patches were colonized was hump-shaped, with an optimum for intermediate connectivity levels (Figure 2A, B, C). Overall, adding dispersal mortality or Allee effects consistently decreased the colonization rate of patches (Figure 2B, C, E, F). Yet, it did not qualitatively modify the relationship between connectivity and persistence or colonization, except an increase of the colonization rate for low connectivity ( $k < 5$ ) when dispersal was non-random in presence of an Allee effect (Figure 2F).

### *Experiment*

The persistence rate of the introduction site decreased with the number of peripheral patches it was connected to ( $z = -2.087$ ,  $p = 0.037$ ). the colonization of peripheral patches was well explained by a model accounting for both linear ( $z = 2.759$ ,  $p = 0.00580$ ) and quadratic ( $z = -2.825$ ,  $p = 0.00473$ ) influences of connectivity, with an optimum for intermediate values of seven connections. As a result, the proportion of replicates where the introduction site

persisted and peripheral patches were colonized displayed the same optimum (Figure 3) .

## **DISCUSSION**

In this study, we considered two threats faced by introduced populations during the early phases of the invasion process: failing to form a persistent population in their introduction site, and failing to colonize other habitats outside their introduction site. Simulations confirmed the impact of the introduction site connectivity on those two risks, but only when connectivity had an impact on individual dispersal propensity. For high connectivity levels, populations in the introduction site had higher extinction risks, thus increasing extinction risks in the first generations. This is consistent with the theoretical results of Lewis and Kareiva (1993) and Kanarek et al. (2013) as well as the observations of Robinet et al. (2008) about the negative impact of dispersal on establishment. As all these studies include Allee effects, the mechanism at play is actually the decrease of local density by spreading out individuals. Yet we were also able to observe the same effect with demographic stochasticity alone in our simulations.

For low connectivity levels, these populations did not send enough dispersing individuals to colonize other patches, thus decreasing establishment probabilities on the long term. The positive effects of colonizing multiple patches in a landscape are well known in the framework of metapopulations (Hanski and Gaggiotti 2004). While this field mainly focuses on equilibrium dynamics, some studies concerning declining metapopulations, e.g. because of fragmentation, observe similar phenomena. Hanski et al. (1996) for example, propose the concept of minimum viable metapopulation size, which is the number of local populations necessary to ensure global metapopulation persistence. In our case, connectivity facilitates the colonization of a sufficient number of patches to ensure persistence in the long run by



increasing the dispersal rate. This is similar to the metapopulation invasion capacity proposed by Ovaskainen and Hanski (2001).

Intermediate levels of connectivity seemed to result in the most successful invasions. The experiment also confirmed this humped-shaped relationship between invasion success and connectivity. These results strengthen the “Goldilocks hypothesis” that intermediate dispersal levels are optimal for establishment (Heimpel and Asplen 2011) amongst biological control agents. Yet, connectivity only had an impact when individuals dispersed more in more connected introduction sites. When the proportion of dispersing individuals was not influenced by connectivity, most of the introduced populations remained large enough to not experience extinction risks. Similarly, the probability that at least one of the peripheral patches was colonized was also constant. Indeed, since the number of dispersing individuals was fixed, the probability that at least one managed to survive and reproduce was independent of the number of patches that they could disperse to. Colonization probability was only affected when small populations suffered from Allee effects. In such cases, reducing the number of connections actually increased the chances that enough individuals disperse to the same peripheral patch to overcome the Allee threshold (Lewis and Kareiva 1993, Keitt et al. 2001).

Mechanisms such as Allee effects or dispersal mortality to the simulations impacted negatively the proportion of successful invasions. They mainly acted by decreasing the colonization rate of peripheral patches, rather than modifying the persistence of the introduced population. Thus, colonizing other patches in the landscape and potentially form a metapopulation required higher connectivity levels, for which the persistence of the introduction site was lower. Hence, the trade-off between persistence and colonization mediated by connectivity became steeper. For even less favourable cases, e.g. stronger Allee effects or higher dispersal mortality risks, the current optimum would eventually disappear.



Indeed, if there are no connectivity levels for which both local persistence and colonization are possible, the intermediate range would then include cases where dispersal is too high to maintain the introduced population locally, but too low to enable colonization.

This study confirms experimentally and by simulation the existence of optimal connectivity levels for invasion, for which introduced populations manage to persist locally and colonize other patches in the landscape. Results indicate that, when the structure of the landscape itself affects individual dispersal, these optima correspond to intermediate levels of introduction site connectivity. In addition to the introduced species characteristics, landscape features also play a major role on introduced population establishment.

194   **ACKNOWLEDGEMENTS**

195           We gratefully acknowledge the support of the Department Santé des Plantes et  
196   Environnement from the INRA. This work is a part of the PhD thesis of TMJ, financed by the  
197   University of Nice Sophia Antipolis. The funders had no role in study design, data collection  
198   and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

199 **REFERENCES**

- 200 Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt. 1949. Principles of animal  
201 ecology. Saunders Co., Philadelphia.
- 202 Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarosik, J. R. U.  
203 Wilson, and D. M. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological  
204 invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **26**:333-339.
- 205 Brown, J. H. and A. Kodric-Brown. 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography - Effect of  
206 Immigration on Extinction. *Ecology* **58**:445-449.
- 207 Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2004. Multimodel inference - understanding AIC and  
208 BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* **33**:261-304.
- 209 Calabrese, J. M. and W. F. Fagan. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity  
210 metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**:529-536.
- 211 Courchamp, F., J. Gascoigne, and L. Berec. 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*.  
212 Oxford University Press, Oxford.
- 213 Edeline, E., P. Lambert, C. Rigaud, and P. Elie. 2006. Effects of body condition and water  
214 temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *Journal of*  
215 *Experimental Marine Biology and Ecology* **331**:217-225.
- 216 Gustafson, E. J. and R. H. Gardner. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the  
217 probability of patch colonization. *Ecology* **77**:94-107.
- 218 Haddad, N. M., D. R. Bowne, A. Cunningham, B. J. Danielson, D. J. Levey, S. Sargent, and T.  
219 Spira. 2003. Corridor use by diverse taxa. *Ecology* **84**:609-615.
- 220 Hanski, I. and O. E. Gaggiotti. 2004. *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*.  
221 Academic Press, San Diego.
- 222 Hanski, I., A. Moilanen, and M. Gyllenberg. 1996. Minimum viable metapopulation size.  
223 *American Naturalist* **147**:527-541.
- 224 Heimpel, G. E. and M. K. Asplen. 2011. A 'Goldilocks' hypothesis for dispersal of biological  
225 control agents. *Biocontrol* **56**:441-450.
- 226 Kanarek, A., C. Webb, M. Barfield, and R. Holt. 2013. Allee effects, aggregation, and  
227 invasion success. *Theoretical Ecology* **6**:153-164.
- 228 Kean, J. M. and N. D. Barlow. 2000. Effects of dispersal on local population increase.  
229 *Ecology Letters* **3**:479-482.
- 230 Keitt, T. H., M. A. Lewis, and R. D. Holt. 2001. Allee effects, invasion pinning, and species'  
231 borders. *American Naturalist* **157**:203-216.
- 232 Kindlmann, P. and F. Burel. 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology*  
233 **23**:879-890.
- 234 Lewis, M. A. and P. Kareiva. 1993. Allee Dynamics and the Spread of Invading Organisms.  
235 *Theoretical Population Biology* **43**:141-158.
- 236 Moilanen, A. and I. Hanski. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology.  
237 *Oikos* **95**:147-151.
- 238 Nunes, S., T. R. Duniec, S. A. Schweppe, and K. E. Holekamp. 1999. Energetic and  
239 endocrine mediation of natal dispersal behavior in Belding's ground squirrels.  
240 *Hormones and Behavior* **35**:113-124.
- 241 Okubo, A. 1980. *Diffusion and ecological problems: mathematical Models*. Springer-Verlag  
242 Berlin.
- 243 Ovaskainen, O. and I. Hanski. 2001. Spatially structured metapopulation models: Global and  
244 local assessment of metapopulation capacity. *Theoretical Population Biology* **60**:281-  
245 302.

246 Pratt, S. C., E. B. Mallon, D. J. T. Sumpter, and N. R. Franks. 2002. Quorum sensing,  
 247 recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant  
 248 *Leptothorax albipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **52**:117-127.

249 R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing.  
 250 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

251 Robinet, C., D. R. Lance, K. W. Thorpe, K. S. Onufrieva, P. C. Tobin, and A. M. Liebhold.  
 252 2008. Dispersion in time and space affect mating success and Allee effects in invading  
 253 gypsy moth populations. *Journal of Animal Ecology* **77**:966-973.

254 Schtickzelle, N., G. Mennechez, and M. Baguette. 2006. Dispersal depression with habitat  
 255 fragmentation in the bog fritillary butterfly. *Ecology* **87**:1057-1065.

256 Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity Is a Vital Element of  
 257 Landscape Structure. *Oikos* **68**:571-573.

258 Tischendorf, L. and L. Fahrig. 2000. How should we measure landscape connectivity?  
 259 *Landscape Ecology* **15**:633-641.

260 Tischendorf, L. and L. Fahrig. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology.  
 261 A reply. *Oikos* **95**:152-155.

262 Wang, M. H. and M. Kot. 2001. Speeds of invasion in a model with strong or weak Allee  
 263 effects. *Mathematical Biosciences* **171**:83-97.

264 Williamson, M. and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* **77**:1661-1666.

265 With, K. A. 2002. The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* **16**:1192-  
 266 1203.

267 **TABLES**

268

269 **Table 1: Deviance in the simulated data explained by the variables**

Dispersal behaviour	Variable	Extinction (% deviance)	Colonization (% deviance )
random	connectivity	25.9	26.7
	dispersal mortality	< 0.01	17.1
	Allee effect	2.9	12.8
non-random	connectivity	< 0.01	< 0.01
	dispersal mortality	< 0.01	9.1
	Allee effect	0.4	8.4

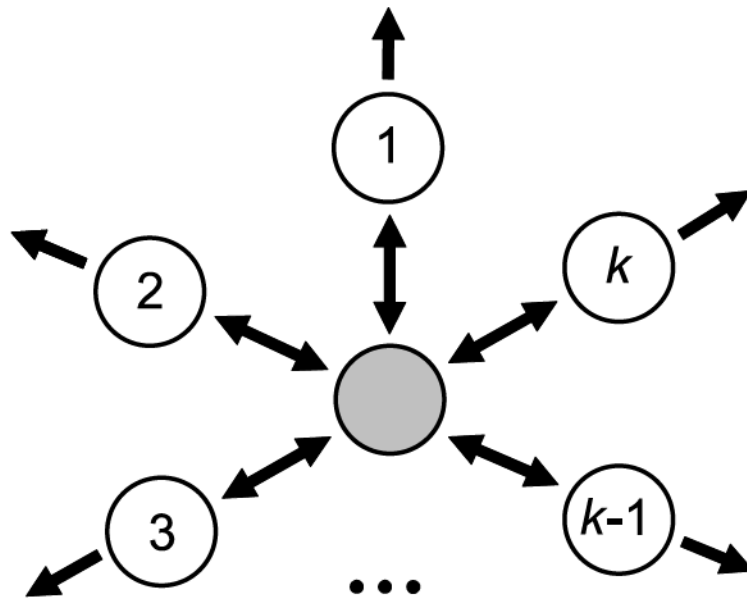


## FIGURE LEGENDS

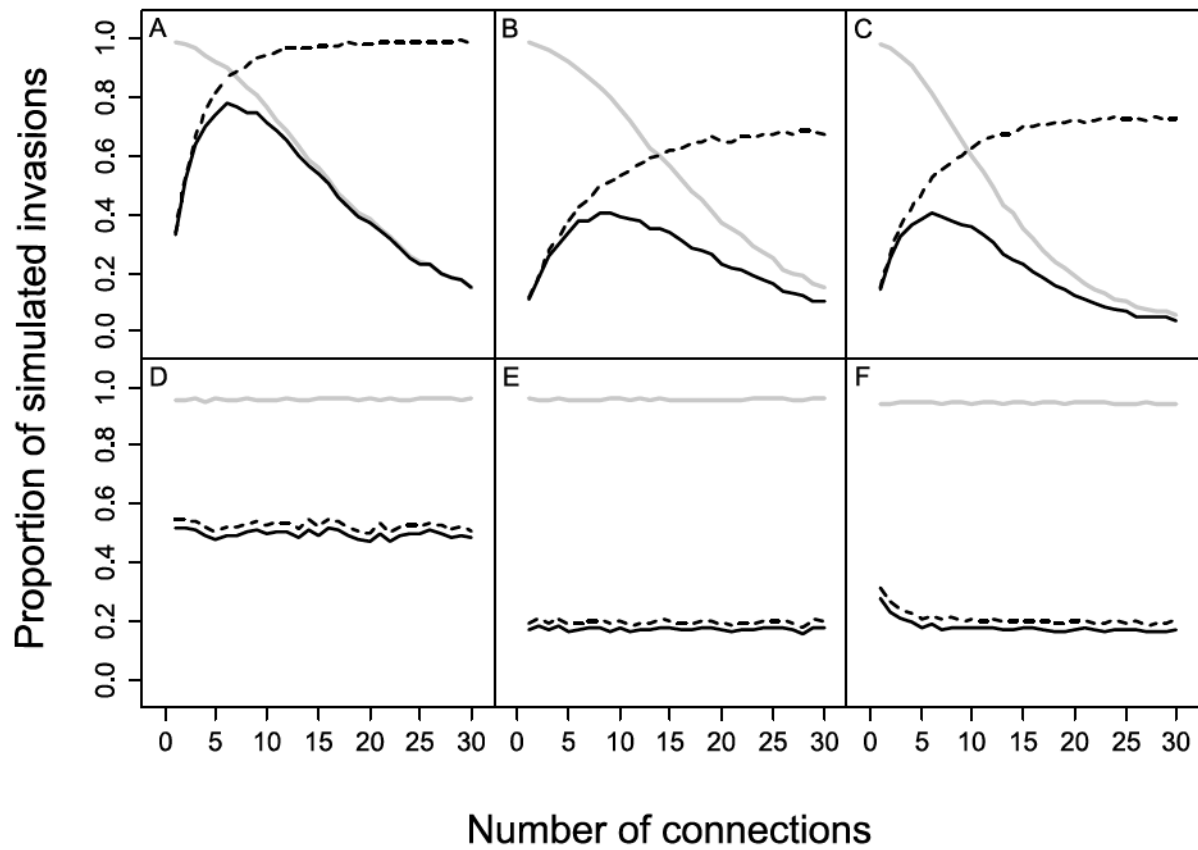
**Figure 1:** Schematic representation of the landscape used in the simulations and experiments. The introduction site (grey-filled circle) is surrounded by the peripheral patches (numbered counter-clockwise from 1 to k). Individuals can disperse between the introduction site and peripheral patches (double arrows) or exit the landscape (single arrows).

**Figure 2:** Proportion of the 5000 simulations where the introduction site is not extinct (solid line gray), peripheral patches are colonized (dashed line black) or both (solid line black). A: for random dispersal,  $m = 0$  and  $\gamma = 0$ ; B: for random dispersal,  $m = 0.7$  and  $\gamma = 0$ ; C: for random dispersal,  $m = 0$  and  $\gamma = 0.3$ ; D: for non-random dispersal,  $m = 0$  and  $\gamma = 0$ ; E: for non-random dispersal,  $m = 0.7$  and  $\gamma = 0$ ; F: for non-random dispersal,  $m = 0$  and  $\gamma = 0.3$ .

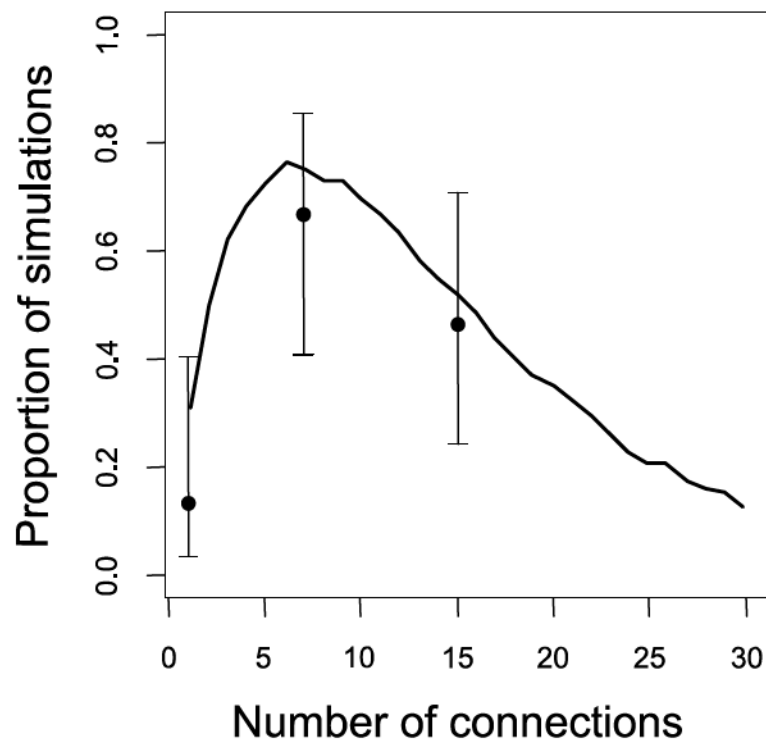
**Figure 3:** Proportion of experimental replicates where the introduction site is not extinct and peripheral patches are colonized (dots), with estimate 95% confidence intervals, and the proportion of the 5000 simulations where the introduction site is not extinct and peripheral patches are colonized from Figure 2A (red line).



**Figure 1:** Schematic representation of the landscape used in the simulations and experiments. The introduction site (grey-filled circle) is surrounded by the peripheral patches (numbered counter-clockwise from 1 to  $k$ ). Individuals can disperse between the introduction site and peripheral patches (double arrows) or exit the landscape (single arrows).



**Figure 2:** Proportion of the 5000 simulations where the introduction site is not extinct (solid line gray), peripheral patches are colonized (dashed line black) or both (solid line black). A: for random dispersal,  $m = 0$  and  $\gamma = 0$ ; B: for random dispersal,  $m = 0.7$  and  $\gamma = 0$ ; C: for random dispersal,  $m = 0$  and  $\gamma = 0.3$ ; D: for non-random dispersal,  $m = 0$  and  $\gamma = 0$ ; E: for non-random dispersal,  $m = 0.7$  and  $\gamma = 0$ ; F: for non-random dispersal,  $m = 0$  and  $\gamma = 0.3$ .



**Figure 3:** Proportion of experimental replicates where the introduction site is not extinct and peripheral patches are colonized (dots), with estimate 95% confidence intervals, and the proportion of the 5000 simulations where the introduction site is not extinct and peripheral patches are colonized from Figure 2A (solid line).

## Appendix 1: Designs of the model and the experiment

### *Description of the computational model*

The individual model used to describe the population dynamics was in discrete space and time. The landscape comprised an introduction site and  $k$  peripheral patches. Individuals in the introduction site could disperse to each peripheral patch, and individuals in peripheral patches could disperse to the introduction site, or exit the landscape. Each generation was split into a dispersal phase, where individuals dispersed between patches and a population growth phase, where individuals reproduced locally within each patch.

The number of individuals in patch  $i$  just after dispersal  $D_{i,t}$  was the result of emigration from this patch and immigration from the  $n$  neighboring patches:

$$D_{i,t} = N_{i,t} - E_{i,t} + \sum_{j=1}^n I_{j,i,t}, \quad i \neq j \quad (1)$$

with  $E_{i,t}$  the number of individuals emigrating from patch  $i$  at time  $t$  and  $I_{j,i,t}$  the number of individuals dispersing from patch  $j$  to patch  $i$  at time  $t$ .  $E_{i,t}$  was a stochastic draw from a binomial distribution:

$$E_{i,t} \sim \text{Binomial}(N_{i,t}, p), \quad (2)$$

with  $p$  the dispersal probability of each individual. This probability depended on the individual dispersal strategy. If individuals moved randomly, their chances to exit a patch increased with the number of connections. The probability  $p$  that an individual found an exit and emigrated was thus:

$$p = 1 - (1 - p_1)^n, \quad (3)$$

with  $p_1$  that an individual disperses when  $n = 1$ . Conversely, if individuals had a non-random dispersal strategy,  $p$  was a constant. To account for dispersal mortality, the number of migrants actually living throughout the dispersal process  $M_{i,t}$  was drawn from another



328 binomial distribution:

329 
$$M_{i,t} \sim \text{Binomial}(E_{i,t}, 1-m)$$
 (4)

330 with  $m$  the dispersal mortality rate. Since dispersal in all directions was equally likely, the  
331 destination of each of those  $M_{i,t}$  individuals was drawn from a discrete uniform distribution.  
332 Individuals emigrating from the introduction site could disperse to any of the  $k$  peripheral  
333 patches, while individuals emigrating from the peripheral patches could either disperse to the  
334 introduction site or exit the landscape.

335 The local population growth phase occurred after dispersal. The number of  
336 reproducing adults in patch  $i$   $R_{i,t}$  was drawn from a binomial distribution:

337 
$$R_{i,t+d} \sim \text{Binomial}\left(D_{i,t}, r\left(1 - e^{-\frac{D_{i,t}}{\gamma}}\right)\right)$$
 (5)

338 with  $r$  density-independent probability to access reproduction and  $\gamma$  a factor describing the  
339 intensity of mate-finding Allee effects (Dennis 1989). The number of offspring produced by  
340 each reproducing adult  $B_{i,t}$  was then drawn in a Poisson distribution:

341 
$$B_{i,t} \sim \text{Poisson}\left(R_{i,t} \beta e^{-\alpha D_{i,t}}\right)$$
 (6)

342 with  $\beta$  the fecundity rate of individuals and  $\alpha$  a factor describing impact of intra-specific  
343 competition on fecundity. Finally, the number of individuals surviving until the next dispersal  
344 phase  $N_{i,t+1}$  was drawn from a binomial distribution

345 
$$N_{i,t+1} \sim \text{Binomial}(B_{i,t}, s)$$
 (7)

346 with  $s$  the larval survival probability.

## Description of the experimental design

To test the predictions of the model, artificial introductions were performed in laboratory microcosms and population dynamics monitored for three generations. Each landscape was made up of an introduction site and  $k$  peripheral patches. Individuals in the introduction site could disperse to each peripheral patch, and individuals in peripheral patches could disperse to the introduction site, or exit the landscape. The patches were transparent tubes (height: 100 mm, diameter: 50 mm) connected to each other by transparent plastic pipes (diameter: 5 mm). Each peripheral patch was also connected to an “exit patch” i.e. a tube where individuals could disperse to. Individuals dispersing to these exit patches were considered having left the surroundings of the introduction site and were removed from the experiment.

The biological model used was *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), a minute wasp parasitoid of Lepidopterans. At each generation, each patch (excepted for the exit patches) was provided with either approx. 450 eggs of a substitution host, the Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae). The *E. kuehniella* eggs used during the experiment were irradiated earlier, preventing larvae from emerging while still allowing the development of trichogrammas. The first generation of the experiment was initiated by introducing 15 individuals in the central patch as parasitized eggs. Each generation would then last 9 days with two days of adult life, during which parasitoids could mate, lay eggs and disperse across the landscape. The adult phase was stopped by removing the adults from the experiment. Trichogramma larvae would then develop in *E. kuehniella* eggs for seven days. The eggs would eventually turn dark because of the chitinization of the pupas inside (Reay-Jones et al. 2006). Parasitized eggs were counted with the ImageJ software (Rasband 1997-2015) and their number was considered a reliable proxy of the number of adults at the next generation. Temperature and light conditions were

372 maintained constant, with 16-hours daylight (25°C) / 8-hours dark (20°C) cycle, and 70%  
373 humidity.

374

375

376 **References of Appendix 1:**

377 Dennis, B. 1989. Allee effects: population growth, critical density, and the chance of  
378 extinction. *Natural Resource Modelling* 3:481-538.

379 Rasband, W. S. 1997-2015. ImageJ. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.

380 Reay-Jones, F. P. F., J. Rochat, R. Goebel, and E. Tabone. 2006. Functional response of  
381 *Trichogramma chilonis* to *Galleria mellonella* and *Chilo sacchariphagus* eggs.  
382 *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 118:229-236.

**Article 2 : The highs and lows of dispersal: how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes**

Morel-Journel, T., P. Girod, L. Mailleret, A. Auguste, A. Blin, and E. Vercken. 2015. *Oikos*

The highs and lows of dispersal: how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes

Thibaut Morel-Journel<sup>1,2,3</sup>\*, Pierre Girod<sup>1,2,3</sup>, Ludovic Mailleret<sup>1,2,3,4</sup>, Alexandra Auguste<sup>1,2,3</sup>, Aurélie Blin<sup>1,2,3</sup>, Elodie Vercken<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> INRA, UMR 1355 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France.

<sup>2</sup> UNS, UMR 7254 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France

<sup>3</sup> CNRS, UMR 7254 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France

<sup>4</sup> INRIA, Biocore, 06902 Sophia Antipolis, France

\*Corresponding author (email: [thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr](mailto:thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr))



## ABSTRACT

Identifying the main factors driving introduced populations to establishment is a major challenge of invasion biology. Due to their small initial size, introduced populations are most vulnerable to extinction because of demographic stochasticity or Allee effects. While an increase in initial population size is known to increase establishment success, much remains to be understood regarding its interplay with connectivity in spatially structured environments. In order to better understand how demographic mechanisms interact at such spatial scale, we developed a stochastic model of population dynamics in discrete space to investigate the effect of connectivity and initial population size on establishment. The predictions derived from the model were then tested using experimental introductions of an insect parasitoid (*Trichogramma chilonis*) in spatially structured laboratory microcosms. Both theoretical and experimental results demonstrated that the connectivity of the introduction site had (i) a deleterious effect in the first generation when the introduced population was small and (ii) a beneficial impact brought about by metapopulation effects in the subsequent generations. Interestingly, populations displayed a weakly pushed invasion pattern promoting early establishment, which was mainly underpinned by dispersal stochasticity and the discrete nature of the landscape. These results shed light on the critical influence of landscape connectivity on establishment dynamics.

## INTRODUCTION

Providing reliable predictors of whether or not introduced individuals are able to persist in their novel environments is a crucial challenge for ecologists, with direct consequences for the management of invasive pests (Williamson and Fitter 1996), endangered species (e.g. Noël et al. 2011) or biological control agents (e.g. Freckleton 2000). Theoretical population biology (Ebenhard 1991), as well as correlative data related to introductions in nature (e.g. Hayes and Barry 2008), point towards the number of introduced individuals being the main factor important for population persistence (Simberloff 2009). However, beyond the raw number of individuals, their distribution in time and space should strongly impact their persistence (Drury et al. 2007, Garnier et al. 2012). By affecting individual dispersal, connectivity within the introduction area is expected to shape variations in population density. Understanding the effects of initial population size, connectivity, and their interaction is therefore essential to predict establishment dynamics. Throughout this study, we refer to “establishment” as the persistence of introduced individuals anywhere within this introduction area.

Propagule size, which sets initial population size, is strongly correlated with establishment (Simberloff 2009). Indeed, small introduced populations tend to experience significantly increased extinction risks because of two non exclusive demographic mechanisms: (i) demographic stochasticity and (ii) Allee effects (Fauvergue et al. 2012). Demographic stochasticity refers to the increase in variability of growth rates experienced by a population when it is small, as realized individual fecundities and mortalities tend to average out only in large populations (Lande 1993). A small population will thus be more likely to stochastically experience especially small growth rates, which might cause its extinction if the mean growth rate of the population is low enough. Allee effects correspond to decreases in the mean fitness of individuals at lower densities because of fewer beneficial

interactions between individuals when they become scarce (Courchamp et al. 2008). It can be caused by numerous biological mechanisms, the most common one being failure to find mates. If the Allee effect is strong, one can define a threshold in population size, under which population growth rate is negative and the population is driven to extinction (Wang and Kot 2001).

The spatial repartition of individuals in the introduction area also plays a key role in their establishment success (Drury et al. 2007, Garnier et al. 2012). Using individual based models, Kanarek et al. (2013) showed that both the spatial distribution of individuals at introduction and their subsequent movements in the introduction area influence establishment. Introduction areas are usually not homogeneous in space, and can be seen as landscapes, i.e. a spatial mosaic of heterogeneous habitats which are more or less suited to the studied species. Connectivity is classically defined as the degree to which the landscape facilitates or impedes movement among habitats (Taylor et al. 1993). In this study, we especially considered connectivity as the extent to which landscape features let individuals disperse between patches. Depending on the species considered, those landscape features can affect their propensity to migrate, and thus modify actual dispersal rates between patches (Calabrese and Fagan 2004). On the one hand, the dispersal pattern of some species is heavily influenced by biological processes, like Allee effect avoidance (e.g. Heg et al. 2008) or quorum sensing (e.g. Pratt et al. 2002), with little impact of the landscape. On the other hand, when individuals move more randomly, dispersal patterns are strongly influenced by landscape characteristics (e.g. Jonsen and Taylor 2000). This latter type of dispersal was considered in this study, as we hypothesized that connectivity directly affected emigration rates.

While primary colonization depends on initial population size, subsequent colonizations (i.e. successful dispersal to other habitat patches in the landscape) depend on the number of dispersing individuals in the following generations. In this study, we investigated

establishment in the surroundings of the introduction site, thus only short distance dispersal was considered. As connectivity increases emigration from the introduction site, its impact on establishment is thus twofold. It facilitates the formation of a metapopulation, which can increase the persistence of local populations through dynamics of extinction and recolonization (Hanski and Gaggiotti 2004) and other mechanisms such as the rescue effect (Brown and Kodric-Brown 1977). However, by increasing dispersal, connectivity also decreases individual density which can accentuate demographic stochasticity and Allee effects (Drury et al. 2007, Kanarek et al. 2013). Early emigration from a small introduced population slows down its growth (Kean and Barlow 2000), so that high connectivity of the introduction site might further weaken the initial population and increase establishment failure (Parlato and Armstrong 2013). Therefore, the consequences of connectivity on the establishment of introduced populations following introduction are complex. It may not only increase local population persistence by bringing about metapopulation effects, but also decrease it by lowering local population sizes.

Moreover, the dispersal patterns subsequent to introduction can also influence establishment. Stokes (1976) distinguish “pulled” and “pushed” invasions, which are respectively driven by the dynamics of the smaller populations on the edge, or by those of the large populations in the core of the population. Pushed invasions can be brought about by various mechanisms affecting the growth or dispersal of populations on the front edge (Bonnefon et al. 2014), the most classic one being the Allee effect (Lewis and Kareiva 1993, Roques et al. 2012). While pushed fronts were initially considered in continuous space, they can also exist in a discrete space, such as the landscape of patches considered in this study. Indeed, Panja (2004) identified “weakly pushed” fronts, whose propagation speed is driven by the core of the metapopulation. The weakly pushed nature of the front is especially relevant when populations are small, for example because of small values of carrying capacity. As



they limit dispersal, pushed invasion patterns can have a positive effect on population persistence (Roques et al. 2012, Veit and Lewis 1996), while pulled invasion patterns would tend to magnify the deleterious effects of connectivity by promoting dispersal from small populations.

This study aims to answer the following questions: does connectivity of the introduction site influence establishment? Does this influence vary with the size of the introduced population? While we assumed that larger introduced populations were more likely to establish, we expected connectivity to increase colonization opportunities and affect establishment in two ways: on the one hand positively, by speeding up invasion and promoting the formation of a metapopulation, and on the other hand negatively by increasing early emigration from the introduction site and revealing potential deleterious mechanisms affecting small populations. Previous work on the stability of established populations investigated their persistence compared to isolated populations and depending on the occupancy of other patches (Hanski and Gaggiotti 2004). This study addresses similar questions, but in the non-equilibrium context of the first steps of invasion, at the onset of the formation of the metapopulation itself. To address such questions, we first developed a simple model describing invasion in a spatial context. Through simulations, we investigated the consequences of Allee effects and demographic stochasticity on establishment on different connectivity levels at the introduction site. We also studied their impact on the dispersal pattern and its influence on establishment. Then, we experimentally tested the model predictions. Artificial introductions were monitored for two initial population sizes crossed with two levels of connectivity at the introduction site in one-dimensional discrete experimental landscapes of *Trichogramma chilonis*, a hymenopteran parasitoid. Properties of the experimental invasion patterns were also characterized, and the main causes underpinning them were examined. To our knowledge, this study brings the first experimental evidence of



joint effects of initial population size and connectivity of the introduction site on establishment.

## MATERIAL AND METHODS

### Model

We developed a simple discrete-time model of population dynamics in an one dimensional discrete stepping-stone landscape  $\mathcal{W}$ :

$$N_{i,t+1} = f \left( \sum_{j \in \mathcal{W}} M(i, j) N_{j,t} \right), \quad (1)$$

with  $N_{j,t}$  the population size at generation  $t$  and location  $j$  in the landscape  $\mathcal{W}$ . As  $N_{j,t}$  represents the number of individuals, its value is systematically truncated to the nearest integer and the population is considered extinct when  $N_{j,t} < 1$ . This model splits each generation into two successive phases: (i) a dispersal phase associated with the dispersal kernel  $M(i, j)$  describing the probability that an individual at location  $j$  migrates to location  $i$ , (ii) a growth phase, with  $f$  a function describing the growth of the population at location  $i$  after dispersal.

At each generation, individuals can either stay in their current patch or disperse to one of the neighbouring patches with an equal probability in each direction. The probability that an individual disperses from patch  $j$  to patch  $i$  depends on their distance:

$$M(i, j) = \begin{cases} 1 - k_j d_{j,t}, & |j - i| = 0 \\ d_{j,t}, & |j - i| = 1 \\ 0, & |j - i| > 1 \end{cases} \quad (2)$$

where  $d_{j,t}$  is the probability that an individual disperses from patch  $j$  to one of the neighbouring patches and  $k_j$  the number of patches neighbouring patch  $j$ . The value of  $k_j$  for the introduction site was either 0,1 or 2, and  $k_j = 2$  for all the other patches. This dispersal

probability depends on the population size just before dispersal  $N_{j,t}$  (Altwegg et al. 2013):

$$d_{j,t} = d_{DI} \left( \frac{N_{j,t}}{K} \right)^g, \quad (3)$$

where  $d_{DI}$  is the density-independent dispersal probability,  $K$  is the environment carrying capacity, and  $g$  a density-dependence parameter. When  $g = 0$ , dispersal does not depend on density,  $g > 0$  describes positive density-dependence, i.e. individuals are less likely to disperse in small populations, and  $g < 0$  describes negative density-dependence, i.e. individuals are more likely to disperse in small populations.

Population growth is assumed to follow a Ricker model, modified to include a potential demographic Allee effect (Brassil 2001):

$$f(x) = x e^{r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) \left( 1 - \frac{A}{x} \right)}, \quad (4)$$

where  $r$  is the per capital growth rate and  $A$  is the Allee threshold. There is no Allee effect when  $A = 0$ , a weak Allee effect when  $0 < A < 1$  and a strong Allee effect when  $A > 1$ . A normally distributed noise  $\varepsilon$  is added to the deterministic growth rate in (5) to take demographic and environmental stochasticities into account (Lande et al. 2003):

$$f(x) = x e^{r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) \left( 1 - \frac{A}{x} \right) + \varepsilon}, \quad \varepsilon \sim N(0, \sigma_e^2 + \sigma_d^2/x). \quad (5)$$

$\sigma_e^2$  and  $\sigma_d^2/x$  represent the variability in the population growth rate caused respectively by environmental and demographic stochasticity. As  $\sigma_d^2$  stems from the variability in individual fitness, it is averaged over the population size at the population level (Lande et al. 2003). Environmental stochasticity was entirely uncorrelated between patches. This would represent environmental variations at a small spatial scale that do not interfere with key features of metapopulation dynamics such as rescue effects.

## Simulations

Simulations of this model were performed with the R software (R Development Core Team 2015). Firstly, we simulated the combined effects of initial population size and connectivity level at the introduction site on the establishment of introduced populations. As connectivity corresponds to the permeability of landscape to dispersal, it refers here to the number of dispersal opportunities from the introduction site, as well as the number of directions in which emigrating individuals could disperse. Individuals introduced in the one-dimensional landscape (i) could not disperse to other patches (Figure 1A), (ii) could disperse only on one side of the introduction site (Figure 1B) or (iii) could disperse on both sides of the introduction site (Figure 1C). There was no dispersing individual in case (i) and the introduction site was similar to an isolated patch. In case (ii), only the individuals dispersing on the right-hand side of the introduction site according to the dispersal kernel  $M(i, j)$  were counted as dispersing individuals. By varying parameter values in (5), we tested the influence of demographic stochasticity alone, both demographic and environmental stochasticity, or demographic stochasticity in presence of a strong Allee effect. Each scenario was simulated 1000 times for different combinations of values for initial population size (between one and 30 individuals) and the three connectivity levels described above, with  $r = 0.3$ ,  $K = 300$ ,  $d_{DI} = 0.3$ ,  $g = 0$  and  $\sigma_d^2 = 0.1$ . Establishment rate was estimated as the proportion of non-extinct simulated populations 10 generations after introduction.

We also simulated the effects of (i) demographic Allee effects, (ii) density-dependent dispersal and (iii) stochastic dispersal separately on the invasion pattern. We simulated 10 generations after a single introduction in a linear discrete landscape. Scenarios (i) and (ii) were simulated by varying values of the Allee threshold  $A$ , and density-dependence parameter  $g$ , to generate respectively Allee effects and positive or negative density-dependent dispersal. In the scenario (iii), the dispersal realized for each individual was stochastically drawn from the distribution of the dispersal kernel  $M(i, j)$ . Therefore, the number of individuals from  $j$

staying in their patch or dispersing to the adjacent ones is drawn from a multinomial distribution with  $N_{j,t}$  trials and probabilities  $d_{j,t}$  of dispersing and  $1 - k d_{j,t}$  of not dispersing. In the other simulations, the proportion of dispersing and non-dispersing individuals was fixed according to the expected values given by  $M(i, j)$ . Each scenario was simulated 1000 times with  $r = 2.43$ ,  $K = 300$ ,  $\sigma_d^2 = 0.1$  and  $\sigma_e^2 = 0$ . This specific set of parameters was chosen to match those of the experiment. Because of the discrete nature of the landscape, pushed invasion fronts were expected to stop in a given patch whenever the population in it was too small to colonize the next patch. Therefore, we computed the proportion of pushed fronts i.e. invasion fronts stopping at least once during the 10 generations, for each scenario.

## Experiment

### *Experimental design*

To test experimentally the predictions from our simulations, we performed introductions of individuals in artificial landscapes and monitored their invasion over ten non-overlapping generations. Those landscapes were one-dimensional chains of patches linked to each of their neighbours. Each patch was a transparent tube (height: 100 mm, diameter: 50 mm) connected to neighbouring patches by transparent plastic pipes (length 400 mm, diameter: 5 mm). We used the minute wasp *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) as a biological model. This egg parasitoid of lepidopterans is used as a biological control agent for a wide range of pests (Smith 1996). Two genetically differentiated strains of *T. chilonis* caught in a field in Taiwan (T strain, 1987) and Reunion Island (R strain, 1998) were used for this experiment because they exhibited different establishment rates after introduction in isolated patches (Vercken et al. 2013). Therefore, we could expect contrasted establishment dynamics between the two strains in structured landscapes. At each generation, every patch in the landscape was provided with approx. 450 new eggs of the Mediterranean



flour moth *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) for them to parasitize, while the eggs from the previous generation were removed. The *E. kuehniella* eggs used during the experiment were irradiated earlier, thus preventing larvae from emerging but letting the wasps develop. Temperature and light conditions were maintained constant, with 16-hour daylight (25°C) / 8-hour dark (20°C) cycle and 70% humidity.

We set up a 2 x 2 factorial design, with two initial population sizes i.e. two or ten mated founding females and two connectivity levels at the introduction site. As in the simulations, we let individuals disperse either on only one side of the introduction site or on both sides, thus forming respectively one or two invasion fronts (Figure 1B, 1C). All the designs were replicated ten times for both strains, totalling 80 monitored landscapes. Each generation lasted nine (for T strain) or ten days (for R strain), comprised two days of adult life, during which trichogrammas could mate, lay eggs and disperse. As we considered short-distance dispersal, we focused on dispersal and colonization of patches neighbouring the already colonized ones. At each generation, one or two empty patches were added and placed on the edge of the metapopulation in the one and two-front treatments respectively. The adult phase was stopped by removing the adults to maintain non-overlapping generations during the experiment. Trichogramma larvae would then develop in *E. kuehniella* which would cause the host eggs to turn dark because of the chitinization of the parasitoid pupae. Eventually, the larvae would emerge as adults and form the next generation. Parasitized eggs were thereafter counted with the ImageJ software (Rasband 1997-2015) to estimate population sizes. Data obtained through the monitoring of parasitized egg counts were subsequently analyzed with the R software (R Development Core Team 2015).

#### *Invasion pattern*

Invasion fronts were characterized as pushed if the colonization from small



populations on the invasion front edge was hindered by mechanisms affecting their growth or their emigration. In this case, we expected a time-lag between introduction and dispersal across the landscape, during which the introduced population would build up before sending enough migrants to pursue colonization (Veit and Lewis 1996). We computed the proportion of individuals located at the introduction site for each generation: this proportion was expected to stay high during an initial time-lag before dispersal and then decrease according to a sigmoid pattern. In this case, the beginning of the dispersal phase could be detected as the sigmoid inflexion point, and evaluated as the sigmoid derivative maximum. We also expected additional stops further along the invasion process, every time the front population was too small to efficiently colonize a new patch in the next generation. We tested the relationship between population size on the front at time  $t$  and the probability that the invasion front advances in the time step  $[t, t+1]$  with a logistic regression. In order to reveal pushed invasion patterns in our experimental data, we looked for stops in the progress of the invasion front once the initial populations had started to colonize the landscape.

### *Invasion speed*

Two different measures of invasion speed were used: the progression of the invasion fronts and the expansion of the metapopulations themselves. Front progression was measured as the number of patches between the introduction site and the furthestmost colonized patch. Each front was considered separately in the two-front treatment. Metapopulation expansion was measured as the number of patches colonized in each landscape. To account for the dynamic nature of the data in time, the influence of the different explanatory factors was tested in interaction with generation. As they were patch counts, results were analyzed with a Poisson generalized linear mixed model with the ‘glmer’ function of the ‘lme4’ package (Bates et al. 2013), with the replicate as a random effect. Geographic strain was added as a

covariate to test its impact. The best models among all candidates were selected using lowest corrected Akaike Information Criterion ( $AIC_C$ ) (Burnham and Anderson 2004). When several models were equivalent ( $\Delta AIC_C < 2$ ), the model with the fewest parameters was retained (Supplementary material Appendix 1, Tables A1 and A2).

### *Metapopulation sustainability*

Establishment was characterized as the number of non-extinct replicates at the end of the experiment. The effects of experimental treatments on metapopulation extinction were tested with Fisher's exact tests. However, extinction events were more likely to occur at the local level because of metapopulation extinction-recolonization dynamics. Therefore, we computed the mean local extinction rate as the proportion of extinct local populations at a given generation. We also looked for declining local populations, which were populations shrinking due to other reasons rather than negative density-dependence driven by competition. We defined a local declination index as the proportion of local populations declining to lower than 50% of the carrying capacity at a given generation. The carrying capacities for strains R and T in similar environmental conditions were estimated by Vercken et al. (2013). Since the local mean extinction rate and the local declination index were both proportions we used Binomial generalized linear mixed models with the 'glmer' function of the 'lme4' package (Bates et al. 2013), with the replicate as a random effect. The strain and the number of colonized patches were added as covariates. In both cases, the best models among all candidates were selected using lowest  $AIC_C$ . When several models were equivalent ( $\Delta AIC_C < 2$ ), the model with the fewest parameters was retained (Supplementary material Appendix 1, Tables A3 to A6).

## RESULTS

### Model

#### *Establishment rate*

Simulations indicated that demographic stochasticity alone decreased establishment rate for the smallest initial populations, especially in presence of connectivity (Figures 2A, 2B). The simulations with both demographic and environmental stochasticities ( $\sigma_e^2 = 2$ ) showed a positive impact of the introduction site connectivity on establishment for larger initial populations (Figure 2B). In simulations with demographic stochasticity and a strong Allee effect ( $A = 5$ ), establishment decreased sharply under the Allee threshold and decreased further with connectivity. As the introduction site was more connected, more individuals were required to reach the same establishment rate (Figure 2C).

#### *Invasion pattern*

The simulations without Allee effect or density-dependent dispersal and deterministic dispersal exhibited different patterns depending on whether dispersal was stochastic or deterministic. Only 5.9% of the fronts simulated with deterministic dispersal were pushed (Figure 3A), while 92.6% of those simulated with stochastic dispersal were (Figure 3B). Any simulation including an Allee effect ( $A = 5$ ) or positive density-dependent dispersal ( $g = 0.4$ ) exhibited a pushed invasion pattern (Figures 3C, 3D). Conversely, none of the simulated invasion fronts with negative density-dependent dispersal ( $g = -0.1$ ) were pushed. In the scenarios with Allee effects, positive density-dependent dispersal or stochastic dispersal, the invasion front stopped until the population on the front was sufficiently large for expansion to start again (Figure 3).

### Experiment

### *Invasion pattern*

Every experimental invasion front stopped at least once in ten generations, showing that the invasion patterns observed in the experiment were similar to the pushed invasions generated by the model. Invasion fronts stopped more often when the population on the front edge was small ( $z = -3.472$ ,  $p < 0.001$ ; Figure 4A). Furthermore, the proportion of individuals located in the introduction site displayed a sigmoid pattern indicating a time-lag before the dispersal of individuals to other patches (Figure 4B). We could therefore separate an initial population growth phase before the expected expansion phase across the landscape (Figure 4C). A linear regression on the time of the switch between the two phases indicated that the growth phase was longer for the T strain ( $t = 3.634$ ,  $p < 0.001$ ) and for metapopulations in the one-front treatment ( $t = 2.462$ ;  $p = 0.016$ ).

### *Invasion speed*

At the end of the experiment, the invasion fronts in the non-extinct replicates had advanced on average 2.48 patches (standard deviation: 1.23). The mean speed of the invasion fronts observed during the experiment was 0.28 patches per generation, and all front speeds were greatly inferior to the one colonized patch per generation limit permitted by the experimental setting. The best model according to AIC<sub>C</sub> explaining the front speed did not include connectivity or initial population size, indicating that the speed of each front did not depend on the number of fronts in the metapopulation. Consequently, metapopulations progressing on two fronts at the same time expanded faster (Table 1). Both the front speed and metapopulation expansion were also slower for the T strain (Table 1).

### *Metapopulation sustainability*

Only eight of the 80 metapopulations were completely extinct at the end of the experiment, which corresponded to an overall 90% establishment success. Fisher's exact tests indicated that there was no effect solely due to connectivity ( $p = 0.71$ ) and only a marginal effect of initial population size on establishment success ( $p = 0.057$ ). However, metapopulations initiated with few individuals in a more connected site exhibited significantly more establishment failures than the other factor combinations ( $p = 0.021$ ). Results for the mean local extinction rate and the declination rates were significantly different between the two phases. During the first generations of the growth phase, both the local extinction index and the local declination index were higher in replicates where patches had been colonized (Table 1). During the expansion phase, the number of colonized patches no longer had an effect, while initial population size was negatively correlated with the declination index. During this phase, the T strain also exhibited more local extinctions and more declining populations (Table 1).

## DISCUSSION

### *Establishment success*

Simulations exhibited a decrease in establishment success for small initial population sizes, either because of an Allee effect or because of demographic stochasticity. Moreover, this effect increased with the connectivity of the introduction site in the absence of environmental stochasticity. The experimental results confirmed the simulations by highlighting the interplay between initial population size and connectivity of the introduction site on establishment. A critical hypothesis of the model is that individuals disperse randomly, according to a diffusion process. In the experiment, the absence of correlation between front speed and the number of connections also suggests that individuals dispersed more when



connectivity was higher, thus supporting this hypothesis. This result experimentally confirm the modelling results of Kanarek et al. (2013) and Drury et al. (2007), where individuals also dispersed randomly. Moreover, early secondary colonizations were associated with higher local declination index and mean extinction rates. Thus, dispersal during the growth phase corresponded to a loss of individuals and did not promote the formation of viable metapopulations. We could however expect different results if dispersal was not random.

The 90 percent establishment success in the experiment was significantly higher than those observed *in natura* (Freckleton 2000, Noël et al. 2011, Williamson and Fitter 1996), thus indicating that establishment was highly predictable in our laboratory microcosms. In laboratory conditions, populations do tend to experience high growth rates, thus quickly exceeding the range of sizes vulnerable to demographic stochasticity or Allee effects. Nevertheless, Vercken et al. (2013) observed a significantly lower establishment success close to 40% establishment in identical experimental conditions but on isolated populations. This latter result highlights the importance of the spatial structure of the introduction area. Indeed, as individuals were introduced in several patches in structured landscapes, they were able to disperse and colonize other patches than the introduction site, thus escaping local competition. As seen in the simulations, connectivity of the introduction site to other patches also decreased the extinction risk linked to environmental stochasticity. This is because metapopulation dynamics, such as recolonization and rescue effects, can increase local populations' persistence (Brown and Kodric-Brown 1977, Hanski and Gaggiotti 2004).

#### *Pushed colonization pattern*

Both the initial growth phase and the subsequent invasion front stops suggest that secondary colonizations depend on the local dynamics of the already established populations, which would be consistent with a pushed invasion pattern (Stokes 1976). By simulation, we

identified three non-exclusive mechanisms affecting the invasion pattern in such a way: Allee effects, positive density-dependent dispersal i.e. increased emigration rate with population size, and dispersal stochasticity. While previous studies have addressed the impact of the first two mechanisms on spread (Altwegg et al. 2013, Kanarek et al. 2013, Lewis and Kareiva 1993, Roques et al. 2012, Veit and Lewis 1996), this is, to our knowledge, the first study investigating the effect of the latter in a biological system. The effect of dispersal stochasticity on the invasion pattern is linked to the discrete number of individuals and the discretization of space in habitat patches (Pachepsky and Levine 2011, Panja 2004). Because the number of dispersing individuals results from the stochastic realization of each individual dispersal, the population dispersal rate variance increased when population size decreased. Therefore at low dispersal rates, there was a significant probability that small populations did not disperse at all. This decrease in invasion speed directly linked to the population dynamics behind the invasion front corresponds to the “weakly pushed” invasion fronts described by Panja (2004). An analogous phenomenon in continuous space is described as "pulsed invasions" by Johnson et al. (2006). In this case, long distance dispersing individuals from the core populations initiate isolated colonies way ahead of the front, which expand and eventually merge with the source population. As for pushed invasion patterns in discrete space, pulsed invasion advances occur only when those populations are large enough.

While the three underlying mechanisms all generate similar patterns, their impacts on establishment are different. Dispersal stochasticity and positive density-dependent hamper emigration, thus decreasing in the initial risk of population extinction, whereas Allee effects eliminate dispersing individuals, while emigration still occurs and thus does not mitigate extinction risk. Additional experiments were performed and analyzed by approximate Bayesian computation to investigate the presence of Allee effects or positive density-dependent dispersal in experimental *Trichogramma* populations (Supplementary material

Appendix 2). We found substantial support for positive density-dependent dispersal in our experimental populations, even though migration rates remain very low (between 0.001 and 0.2). Therefore, when populations on the front were small, the observed pushed invasion pattern was mainly driven by low dispersal rates combined with dispersal stochasticity, and reinforced by positive density-dependent dispersal.

#### *Design limits and implications for introductions in natura*

Population dynamics in the context of biological invasions benefit from an abundant theoretical support as compared to the low number of experimental studies (see Hastings et al. 2005 for a review). Indeed, the latter are commonly hampered by technical and ethical limitations. Experimental microcosms are tools that may help solve these issues since they can be used to perform introductions in controlled and confined environments over numerous replicates (Drake and Kramer 2012). Yet, using such set-ups implies a trade-off between discriminating power and realism. Thus, the approximation of landscapes as one-dimensional chains of patches connected by dispersal fluxes in our study has some limitations. On the one hand, one-dimensional landscapes are powerful tools to analyze population trajectories despite their high stochasticity (Giometto et al. 2014, Melbourne and Hastings 2009). On the other hand, considering higher dimensional landscapes would have allowed the inclusion of more complex landscape features such as patch area (Vercken et al. 2011).

In this study, we considered connectivity as the way landscape affected movement between habitat patches. By either allowing or preventing the dispersal of individuals from the introduction site, we considered an extreme case where landscape features would correspond to insurmountable barriers *in natura*. These barriers can be anthropogenic (e.g. Rodriguez-Freire and Crecente-Maseda 2008), but they can also be natural landscape features (e.g. Rueness et al. 2003) or variations in environmental conditions (e.g. Winemiller et al.

2008). In the context of introduced populations, such as the use of biological control agents in agriculture, landscape elements like windbreaks, hedgerows or ditches, can act as barriers to dispersal (Lovei et al. 1998, Wratten et al. 2003). By hampering emigration, those barriers do modify individual dispersal.

In a context of biocontrol, the results of this study concerning the impact of connectivity suggest that introductions in well connected landscapes correspond to an “all or nothing” strategy, where the population would either become extinct quickly or form a stable metapopulation expanding across all the landscape. Therefore, they support the “Goldilocks” hypothesis proposed by Heimpel and Asplen (2011), which suggest that medium dispersal levels are optimal for the release of biological control agents. However, we did not find in our study any evidence of an interaction between strain characteristics and landscape structure on establishment success. Indeed, one strain performed consistently better than the other, but there was no difference in the establishment pattern.

## *Conclusion*

This study brings the first empirical confirmation that connectivity can decrease initial persistence by increasing early emigration from the introduced population, but also promote persistence in the long run by favouring the formation of a metapopulation. These empirical observations in microcosm, backed by simulation results, are a first important step for investigating the impact of connectivity on the dynamics of introduced populations and their establishment. We argue that this study could be at the basis of further investigations of this relationship, for example by considering more complex, two dimensional landscapes, or by including heterogeneity between habitat patches or the introduced species used, and eventually bridge the gap to empirical studies concerning the colonization of natural landscapes.

## ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank John M. Drake for his contribution to improve the experimental design, Eric Lombaert for his input on approximate Bayesian computation, Lionel Roques for his comments on the manuscript and Irma Mascio for her help in the English editing. We gratefully acknowledge the support of the Department Santé des Plantes et Environnement from the INRA. This research was supported in part by the European Commission through the 7th Framework Program (PURE project, contract number 265865). This work is a part of the thesis of TMJ, funded by the University of Nice Sophia Antipolis. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.



## 486 REFERENCES

- 487 Altwegg, R. et al. 2013. Density-dependent dispersal and the speed of range expansions. -  
 488 Diversity and Distributions 19: 60-68.
- 489 Bates, D. et al. 2013. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. .
- 490 Bonnefon, O. et al. 2014. The spatio-temporal dynamics of neutral genetic diversity. - Ecol.  
 491 Complex. 20: 282-292.
- 492 Brassil, C. E. 2001. Mean time to extinction of a metapopulation with an Allee effect. -  
 493 Ecological Modelling 143: 9-16.
- 494 Brown, J. H. and Kodric-Brown, A. 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography - Effect of  
 495 Immigration on Extinction. - Ecology 58: 445-449.
- 496 Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2004. Multimodel inference - understanding AIC and  
 497 BIC in model selection. - Sociological Methods & Research 33: 261-304.
- 498 Calabrese, J. M. and Fagan, W. F. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity  
 499 metrics. - Front. Ecol. Environ. 2: 529-536.
- 500 Courchamp, F. et al. 2008. Allee Effects in Ecology and Conservation. - Oxford University  
 501 Press.
- 502 Drake, J. M. and Kramer, A. M. 2012. Mechanistic analogy: how microcosms explain nature.  
 503 - Theor. Ecol. 5: 433-444.
- 504 Drury, K. L. S. et al. 2007. Immigration events dispersed in space and time: Factors affecting  
 505 invasion success. - Ecological Modelling 206: 63-78.
- 506 Ebenhard, T. 1991. Colonization in Metapopulations - A Review of Theory and Observations.  
 507 - Biol. J. Linnean Soc. 42: 105-121.
- 508 Fauvergue, X. et al. 2012. The biology of small, introduced populations, with special  
 509 reference to biological control. - Evolutionary Applications.
- 510 Freckleton, R. P. 2000. Biological control as a learning process. - Trends in Ecology &  
 511 Evolution 15: 263-264.
- 512 Garnier, J. et al. 2012. Success rate of a biological invasion in terms of the spatial distribution  
 513 of the founding population. - Bulletin of Mathematical Biology 74: 453-473.
- 514 Giometto, A. et al. 2014. Emerging predictable features of replicated biological invasion  
 515 fronts. - Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America  
 516 111: 297-301.
- 517 Hanski, I. and Gaggiotti, O. E. 2004. Ecology, genetics, and evolution of metapopulations. -  
 518 Academic Press.
- 519 Hastings, A. et al. 2005. The spatial spread of invasions: new developments in theory and  
 520 evidence. - Ecology Letters 8: 91-101.
- 521 Hayes, K. and Barry, S. 2008. Are there any consistent predictors of invasion success? -  
 522 Biological Invasions 10: 483-506.
- 523 Heg, D. et al. 2008. Experimentally induced helper dispersal in colonially breeding  
 524 cooperative cichlids. - Environ. Biol. Fishes 83: 191-206.
- 525 Heimpel, G. E. and Asplen, M. K. 2011. A 'Goldilocks' hypothesis for dispersal of biological  
 526 control agents. - Biocontrol 56: 441-450.
- 527 Johnson, D. M. et al. 2006. Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. - Nature 444:  
 528 361-363.
- 529 Jonsen, I. D. and Taylor, P. D. 2000. Fine-scale movement behaviors of calopterygid  
 530 damselflies are influenced by landscape structure: an experimental manipulation. - Oikos 88:  
 531 553-562.
- 532 Kanarek, A. et al. 2013. Allee effects, aggregation, and invasion success. - Theor. Ecol. 6:  
 533 153-164.

534 Kean, J. M. and Barlow, N. D. 2000. Effects of dispersal on local population increase. -  
535 Ecology Letters 3: 479-482.

536 Lande, R. 1993. Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental  
537 Stochasticity and Random Catastrophes. - American Naturalist 142: 911-927.

538 Lande, R. et al. 2003. Stochastic population dynamics in ecology and conservation. - Oxford  
539 University Press.

540 Lewis, M. A. and Kareiva, P. 1993. Allee Dynamics and the Spread of Invading Organisms. -  
541 Theoretical Population Biology 43: 141-158.

542 Lovei, G. L. et al. 1998. Dispersal and effects of barriers on the movement of the New  
543 Zealand hover fly *Melanostoma fasciatum* (Dipt., Syrphidae) on cultivated land. - J Appl  
544 Entomol 122: 115-120.

545 Melbourne, B. A. and Hastings, A. 2009. Highly Variable Spread Rates in Replicated  
546 Biological Invasions: Fundamental Limits to Predictability. - Science 325: 1536-1539.

547 Noël, F. et al. 2011. Establishment success of 25 rare wetland species introduced into restored  
548 habitats is best predicted by ecological distance to source habitats. - Biological Conservation  
549 144: 602-609.

550 Pachepsky, E. and Levine, J. M. 2011. Density Dependence Slows Invader Spread in  
551 Fragmented Landscapes. - American Naturalist 177: 18-28.

552 Panja, D. 2004. Effects of fluctuations on propagating fronts. - Phys. Rep.-Rev. Sec. Phys.  
553 Lett. 393: 87-174.

554 Parlato, E. H. and Armstrong, D. P. 2013. Predicting post-release establishment using data  
555 from multiple reintroductions. - Biological Conservation 160: 97-104.

556 Pratt, S. C. et al. 2002. Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during  
557 colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. - Behav Ecol Sociobiol 52: 117-127.

558 R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. -  
559 R Foundation for Statistical Computing.

560 Rasband, W. S. 1997-2015. ImageJ. - National Institutes of Health.

561 Rodriguez-Freire, M. and Crecente-Maseda, R. 2008. Directional connectivity of wolf (*Canis*  
562 *lupus*) populations in northwest Spain and anthropogenic effects on dispersal patterns. -  
563 Environ. Model. Assess. 13: 35-51.

564 Roques, L. et al. 2012. Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. -  
565 Proceedings of the National Academy of Sciences 109: 8828-8833.

566 Rueness, E. K. et al. 2003. Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx. -  
567 Nature 425: 69-72.

568 Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. Annual Review  
569 of Ecology Evolution and Systematics, pp. 81-102.

570 Smith, S. M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: Advances, successes, and  
571 potential of their use. - Annual Review of Entomology 41: 375-406.

572 Stokes, A. N. 1976. On two types of moving front in quasilinear diffusion. - Mathematical  
573 Biosciences 31: 307-315.

574 Taylor, P. D. et al. 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. - Oikos 68:  
575 571-573.

576 Veit, R. R. and Lewis, M. A. 1996. Dispersal, Population Growth, and the Allee Effect:  
577 Dynamics of the House Finch Invasion of Eastern North America. - American Naturalist 148:  
578 255-274.

579 Vercken, E. et al. 2011. Critical patch size generated by Allee effect in gypsy moth,  
580 *Lymantria dispar* (L.). - Ecology Letters 14: 179-186.

581 Vercken, E. et al. 2013. Time-lag in extinction dynamics in experimental populations:  
582 evidence for a genetic Allee effect? - Journal of Animal Ecology 82: 621-631.

583 Wang, M. H. and Kot, M. 2001. Speeds of invasion in a model with strong or weak Allee  
 584 effects. - *Mathematical Biosciences* 171: 83-97.  
 585 Williamson, M. and Fitter, A. 1996. The varying success of invaders. - *Ecology* 77: 1661-  
 586 1666.  
 587 Winemiller, K. O. et al. 2008. Fish assemblages of the Casiquiare River, a corridor and  
 588 zoogeographical filter for dispersal between the Orinoco and Amazon basins. - *J. Biogeogr.*  
 589 35: 1551-1563.  
 590 Wratten, S. D. et al. 2003. Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera :  
 591 Syrphidae) in cultivated land. - *Oecologia* 134: 605-611.

592 **TABLES**

593

594 **Table 1:** Explanatory variables and p-values in the models selected by using lowest corrected

595 Akaike Information Criterion

Response variable	Explanatory variable	z-value	p-value
Front progression	generation	20.802	< 0.001
	generation : strain	-2.332	0.020
Metapopulation size	generation	12.230	< 0.001
	generation : connectivity	6.661	< 0.001
	generation : strain	-3.487	< 0.001
Mean local extinction rate (growth)	colonized patches	3.936	< 0.001
	connectivity	1.898	0.058
	introduced population size	2.299	0.022
Mean local extinction rate (expansion)	strain	3.558	< 0.001
Mean local declination rate (growth)	colonized patches	2.718	0.007
Mean local declination rate (expansion)	introduced population size	-2.192	0.028
	strain	4.200	< 0.001



## FIGURE LEGENDS

**Figure 1:** Schematic representation of the invaded landscape, with habitat patches (circles, the one in position 0 being the introduction site) and dispersal fluxes (arrows). A: no dispersal from the introduction site; B: dispersal on one side of the introduction site; C: dispersal on both sides of the introduction site.

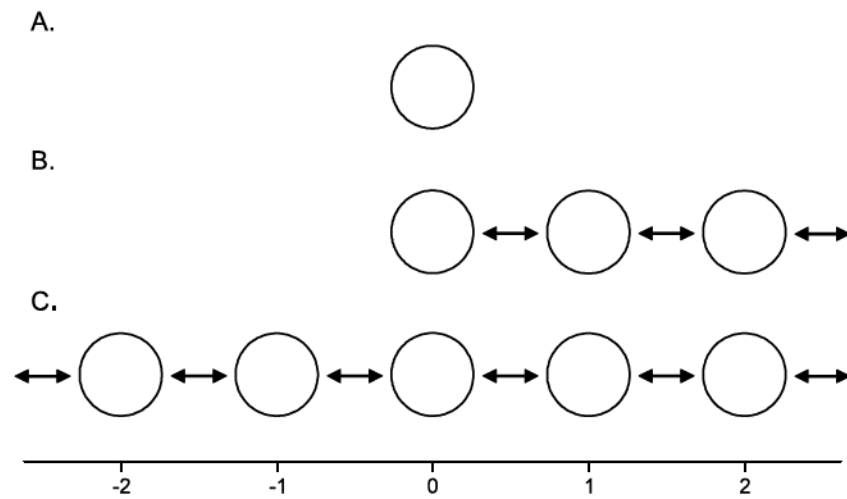
**Figure 2:** Mean establishment rates ten generations after introduction over 1000 simulations as a function of initial population size (in logarithmic scale), for different connectivity levels: without dispersal (black), dispersal on one side of the introduction site (purple) or dispersal on both sides of the introduction site (light blue). A (Demo. stoch): with demographic stochasticity alone ( $\sigma_d^2 = 0.1$ ); B (Demo. & env stoch): with demographic and environmental stochasticity ( $\sigma_d^2 = 0.1$  and  $\sigma_e^2 = 2$ ); C (Demo. & Allee effect): with demographic stochasticity and Allee effect ( $\sigma_d^2 = 0.1$  and  $A = 5$ ), with the Allee threshold at 5 individuals (vertical dotted line).

**Figure 3:** Example of simulated front progression (solid lines) and size of the furthestmost population on the front (dashed lines) during ten generations after introduction (initial population size: 20 individuals) A: without Allee effect or density-dependent dispersal and with deterministic dispersal; B: without Allee effect or density-dependent dispersal and with stochastic dispersal; C: with Allee effect ( $A = 5$ ) and deterministic dispersal; D: with positive density-dependent dispersal ( $g = 0.4$ ) and deterministic dispersal.

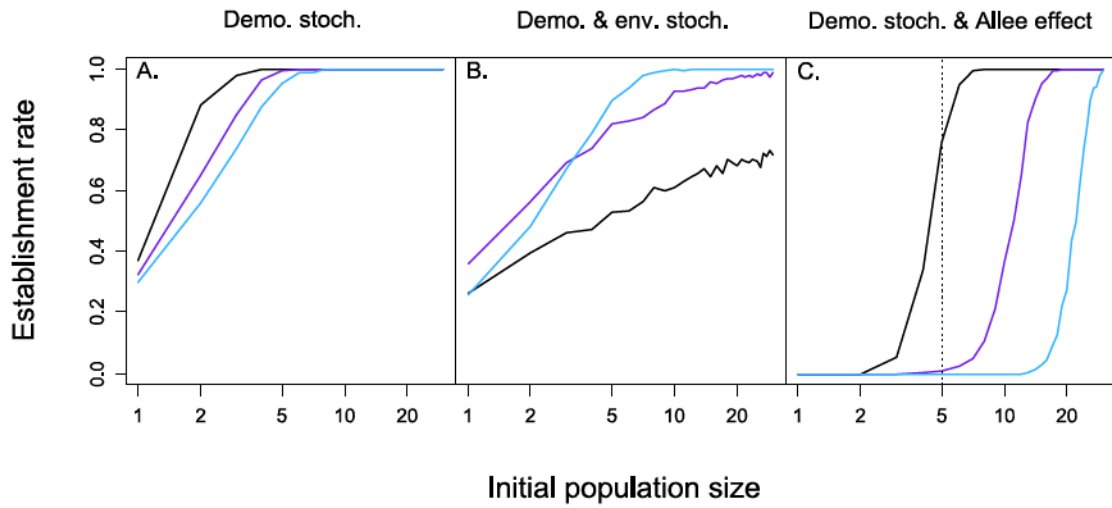
**Figure 4:** A: Example of experimentally observed front progression (solid line) and size of the furthestmost population on this front (dashed line) during the nine generations after



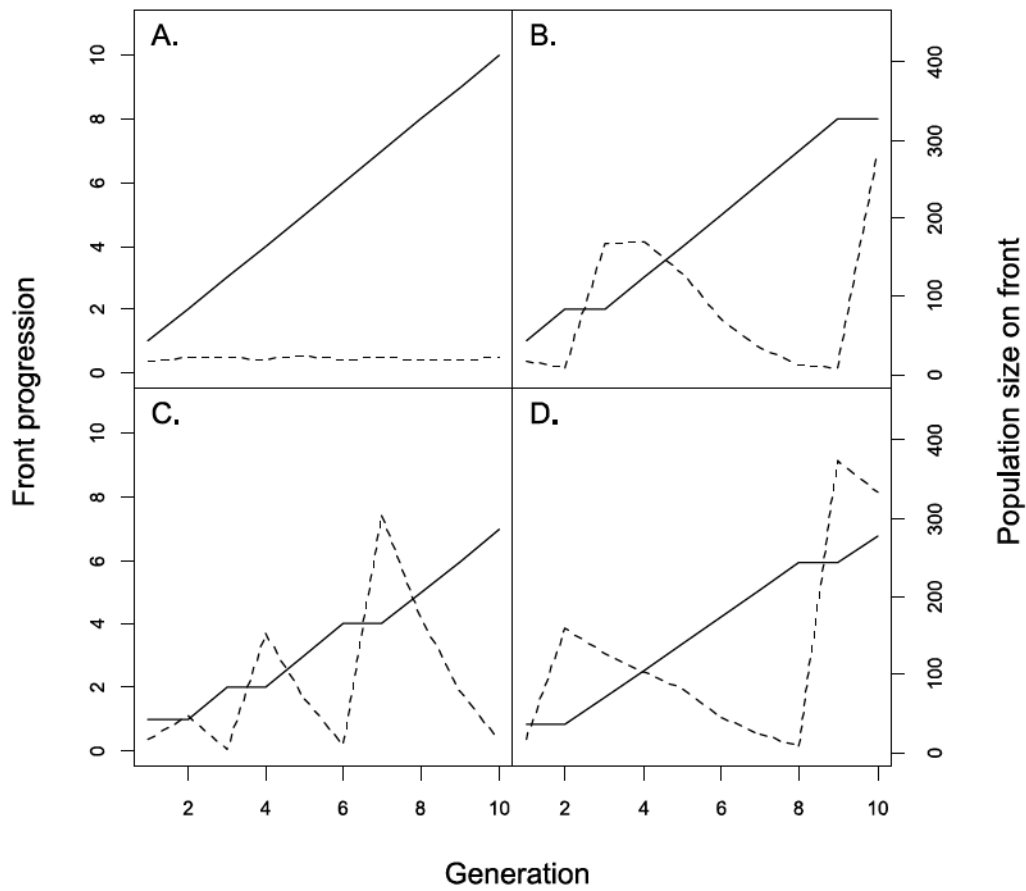
621 introduction. B: Population size at the introduction site relative to the number of individuals  
622 in the whole metapopulation as a function of the generation for each replicate (points) and the  
623 median value for at each generation (solid line). C: Population sizes in an experimental  
624 metapopulation as a function of the patch position in the landscape (0 being the introduction  
625 site). Every generation is represented with solid lines during growth phase (from light to dark  
626 blue) and the expansion phase (from light to dark red).



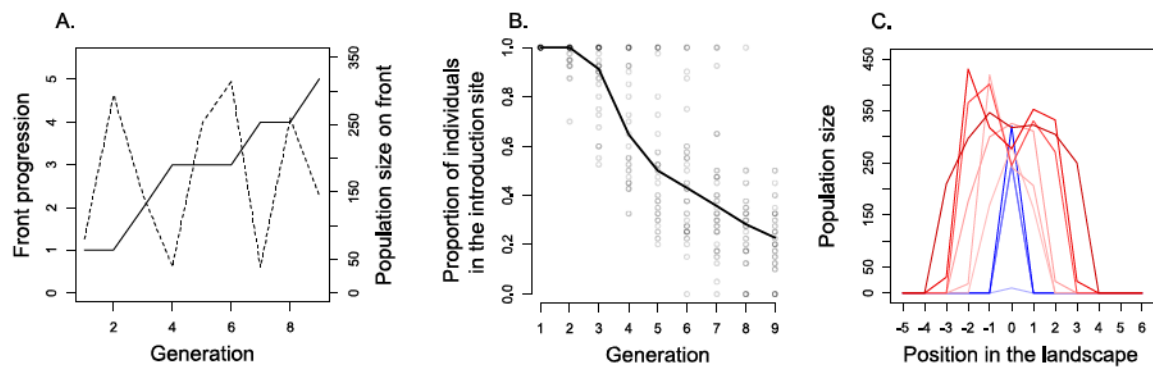
**Figure 1:** Schematic representation of the invaded landscape, with habitat patches (circles, the one in position 0 being the introduction site) and dispersal fluxes (arrows). A: no dispersal from the introduction site; B: dispersal on one side of the introduction site; C: dispersal on both sides of the introduction site.



**Figure 2:** Mean establishment rates ten generations after introduction over 1000 simulations as a function of initial population size (in logarithmic scale), for different connectivity levels: without dispersal (black), dispersal on one side of the introduction site (purple) or dispersal on both sides of the introduction site (light blue). A (Demo. stoch): with demographic stochasticity alone ( $\sigma_d^2 = 0.1$ ); B (Demo. & env stoch): with demographic and environmental stochasticity ( $\sigma_d^2 = 0.1$  and  $\sigma_e^2 = 2$ ); C (Demo. & Allee effect): with demographic stochasticity and Allee effect ( $\sigma_d^2 = 0.1$  and  $A = 5$ ), with the Allee threshold at 5 individuals (vertical dotted line).



**Figure 3:** Example of simulated front progression (solid lines) and size of the furthestmost population on the front (dashed lines) during ten generations after introduction (initial population size: 20 individuals) A: without Allee effect or density-dependent dispersal and with deterministic dispersal; B: without Allee effect or density-dependent dispersal and with stochastic dispersal; C: with Allee effect ( $A = 5$ ) and deterministic dispersal; D: with positive density-dependent dispersal ( $g = 0.4$ ) and deterministic dispersal.



**Figure 4:** A: Example of experimentally observed front progression (solid line) and size of the furthestmost population on this front (dashed line) during the nine generations after introduction. B: Population size at the introduction site relative to the number of individuals in the whole metapopulation as a function of the generation for each replicate (points) and the median value for at each generation (solid line). C: Population sizes in an experimental metapopulation as a function of the patch position in the landscape (0 being the introduction site). Every generation is represented with solid lines during growth phase (from light to dark blue) and the expansion phase (from light to dark red).



## Appendix 1: Model selections for the analyses of experimental data

Table A1: Model selection for the analysis of the progression of the invasion fronts.

Model	parameters	logLik	AIC <sub>C</sub>	ΔAIC <sub>C</sub>
NULL	2	-609.84	1223.7	555.2
generation	3	-332.69	671.4	2.9
<b>generation : strain</b>	<b>4</b>	<b>-330.23</b>	<b>668.5</b>	<b>0</b>
generation : connectivity	4	-332.68	673.4	4.9
generation : initial size	4	-332.73	673.5	5
generation : (strain+connectivity)	5	-330.23	670.5	2
generation : (strain+initial size)	5	-330.23	670.5	2
generation : (connectivity+initial size)	5	-332.72	675.5	7
generation : (strain+connectivity+initial size)	6	-331.06	674.2	5.7

logLik = log-likelihood. AIC<sub>C</sub> = Corrected Akaike Information Criterion. The selected model is in bold.

Table A2: Model selection for the analysis of the expansion of the metapopulation.

Model	parameters	logLik	AICc	$\Delta AIC_c$
NULL	2	-326.09	656.2	361.5
generation	3	-164.73	335.5	40.8
generation : strain	4	-161.02	330.1	35.4
generation : connectivity	4	-148.02	304.1	9.4
generation : initial size	4	-164.67	337.4	42.7
<b>generation : (strain+connectivity)</b>	<b>5</b>	<b>-142.31</b>	<b>294.7</b>	<b>0</b>
generation : (strain+initial size)	5	-160.96	332	37.3
generation : (connectivity+initial size)	5	-148.01	306.1	11.4
generation : (strain+connectivity+initial size)	6	-142.24	296.6	1.9

logLik = log-likelihood.  $AIC_c$  = Corrected Akaike Information Criterion. The selected model is in bold.

Table A3: Model selection for the analysis of the mean local extinction rate during the growth phase.

Model	parameters	logLik	AICc	$\Delta AIC_c$
NULL	2	-50.98	106	20.3
colonized patches	3	-42.46	91	5.3
strain	3	-50.86	107.8	22.1
connectivity	3	-49.26	104.6	18.9
initial size	3	-48.31	102.7	17
colonized patches+strain	4	-41.18	90.5	4.8
colonized patches+connectivity	4	-41.43	91	5.3
colonized patches+initial size	4	-40.23	88.6	2.9
strain+connectivity	4	-49.18	106.5	20.8
strain+initial size	4	-48.18	104.5	18.8
connectivity+initial size	4	-46.33	100.8	15.1
connectivity*initial size	5	-45.90	102	16.3
colonized patches+strain+connectivity	5	-40.25	90.7	5
colonized patches+strain+initial size	5	-39.00	88.2	2.5
<b>colonized patches+connectivity+initial size</b>	<b>5</b>	<b>-38.30</b>	<b>86.8</b>	<b>1.1</b>
colonized patches+connectivity*initial size	6	-37.01	86.3	0.6
strain+connectivity+initial size	5	-46.20	102.6	16.9
strain+connectivity*initial size	6	-45.71	103.7	18
colonized patches+strain+connectivity+initial size	7	-36.11	86.6	0.9
colonized patches+strain+connectivity*initial size	8	-34.61	85.7	0

logLik = log-likelihood. AIC<sub>c</sub> = Corrected Akaike Information Criterion. The selected model is in bold.

Table A4: Model selection for the analysis of the mean local extinction rate during the expansion phase.

Model	parameters	logLik	AICc	$\Delta AIC_c$
NULL	2	-134.83	273.7	11.1
colonized patches	3	-134.77	275.6	13
<b>strain</b>	<b>3</b>	<b>-128.27</b>	<b>262.6</b>	<b>0</b>
connectivity	3	-134.82	275.7	13.1
initial size	3	-134.77	275.6	13
colonized patches+strain	4	-128.25	264.6	2
colonized patches+connectivity	4	-134.70	277.5	14.9
colonized patches+initial size	4	-134.70	277.5	14.9
strain+connectivity	4	-128.25	264.6	2
strain+initial size	4	-128.15	264.4	1.8
connectivity+initial size	4	-134.75	277.6	15
connectivity*initial size	5	-133.12	276.4	13.8
colonized patches+strain+connectivity	5	-128.22	266.6	4
colonized patches+strain+initial size	5	-128.12	266.4	3.8
colonized patches+connectivity+initial size	5	-134.62	279.4	16.8
colonized patches+connectivity*initial size	6	-132.99	278.2	15.6
strain+connectivity+initial size	5	-128.17	266.5	3.9
strain+connectivity*initial size	6	-126.64	265.5	2.9
colonized patches+strain+connectivity+initial size	7	-127.05	268.4	5.8
colonized patches+strain+connectivity*initial size	8	-125.50	267.4	4.8

logLik = log-likelihood.  $AIC_c$  = Corrected Akaike Information Criterion. The selected model is in bold.

Table A5: Model selection for the analysis of the local declination extinction rate during the growth phase.

Model	parameters	logLik	AICc	$\Delta AIC_c$
NULL	2	-114.08	232.2	5
<b>colonized patches</b>	<b>3</b>	<b>-110.56</b>	<b>227.2</b>	<b>0</b>
strain	3	-114.07	234.2	7
connectivity	3	-114.08	234.2	7
initial size	3	-114.05	234.2	7
colonized patches+strain	4	-109.68	227.5	0.3
colonized patches+connectivity	4	-110.58	229.3	2.1
colonized patches+initial size	4	-110.43	229	1.8
strain+connectivity	4	-114.08	236.3	9.1
strain+initial size	4	-114.04	236.2	9
connectivity+initial size	4	-114.03	236.2	9
connectivity*initial size	5	-113.50	237.2	10
colonized patches+strain+connectivity	5	-109.65	229.5	2.3
colonized patches+strain+initial size	5	-109.55	229.3	2.1
colonized patches+connectivity+initial size	5	-110.50	231.2	4
colonized patches+connectivity*initial size	6	-109.51	231.3	4.1
strain+connectivity+initial size	5	-114.05	238.3	11.1
strain+connectivity*initial size	6	-113.51	239.3	12.1
colonized patches+strain+connectivity+initial size	7	-108.51	231.4	4.2
colonized patches+strain+connectivity*initial size	8	-107.36	231.2	4

logLik = log-likelihood. AIC<sub>c</sub> = Corrected Akaike Information Criterion. The selected model is in bold.



Table A6. Model selection for the analysis of the local declination extinction rate during the expansion phase

Model	parameters	logLik	AICc	$\Delta AIC_c$
NULL	2	-216.23	436.5	15.4
populations	3	-216.22	438.5	17.4
strain	3	-208.77	423.6	2.5
connectivity	3	-216.22	438.5	17.4
initial size	3	-214.52	435.1	14
populations+strain	4	-208.80	425.7	4.6
populations+connectivity	4	-215.95	440	18.9
populations+initial size	4	-214.47	437	15.9
strain+connectivity	4	-208.80	425.7	4.6
<b>strain+initial size</b>	<b>4</b>	<b>-206.50</b>	<b>421.1</b>	<b>0</b>
connectivity+initial size	4	-214.50	437.1	16
connectivity*initial size	5	-213.62	437.4	16.3
populations+strain+connectivity	5	-208.77	427.7	6.6
populations+strain+initial size	5	-206.40	423	1.9
populations+connectivity+initial size	5	-214.44	439	17.9
populations+connectivity*initial size	6	-213.54	439.3	18.2
strain+connectivity+initial size	5	-206.47	423.1	2
strain+connectivity*initial size	6	-205.74	423.7	2.6
populations+strain+connectivity+initial size	7	-205.40	425.1	4
populations+strain+connectivity*initial size	8	-204.65	425.7	4.6

logLik = log-likelihood.  $AIC_c$  = Corrected Akaike Information Criterion. The selected model is in bold.

## **Appendix 2: Allee effects and density-dependent dispersal in experimental trichogramma populations**

### **Experimental setting**

To investigate whether *Trichogramma* populations are subjected to Allee effects and density-dependent dispersal, we performed artificial introductions of *T. chilonis* populations of known initial size (varying from 2 to 30 individuals). Experimental conditions were the same as those of the main experiment, but the populations were not founded by mated females. Instead, individuals were introduced as parasitized *E. kuehniella* eggs. Therefore, the sex ratio of each population was unknown. To compensate for eventual biased sex ratio at small population size, we initiated more small populations than large ones (from 10 populations of two individuals to one population of 30 individuals). As in the main experiment, adult parasitoids were provided with *E. kuehniella* eggs for them to parasitize. However, the number of eggs was here high enough not to be a limiting factor. In these experiments, we only used individuals from the T strain.

For the experiment concerning Allee effects, 131 *T. chilonis* populations were initiated and monitored for two generations of nine days each. Emerging adult could mate and lay eggs during 48 hours, after which they were removed from the experiment. For the experiment concerning density-dependent dispersal, 87 *T. chilonis* populations were initiated in one patch of two-patch landscapes and monitored for one generation of nine days. Each landscape was composed of two transparent tubes (height: 100 mm, diameter: 50 mm) connected with transparent plastic pipes (length 400 mm, diameter: 5 mm). Emerging adults could mate, lay eggs, and disperse during 48 hours, after which they were removed from the experiment. In both experiments, parasitized eggs were counted with the ImageJ software (Rasband 1997-2015) and data obtained were analyzed with the R software (R Development Core Team 2015).

### **ABC analysis**

Because of their highly stochastic nature, experimental data could not be appropriately tested for the presence of Allee effects or density-dependent dispersal with classical tests. Therefore, we performed approximate Bayesian computation (ABC) analyses (Beaumont 2010, Bertorelle et al. 2010) using the R package “abc” (Csillery et al. 2012). In

both cases, we generated simulated datasets according to different scenarios, and determined which one had most probably generated the actual data. Only the 1 simulated datasets closest to the actual data were kept, based on summary statistics we computed. An estimation of the posterior probabilities of each scenario was performed by multinomial logistic regression on this subset of simulations (Beaumont 2008). To test the reliability of our scenario selection, we performed a cross-validation and computed type I and type II errors. Type I error is the probability for a given scenario to not be selected based on data generated from the scenario itself, and type II error is the probability for a given scenario to be selected based on data generated from another scenario. Finally, to assess the goodness of fit of the best scenario, we performed a posterior model checking (Gelman et al. 1995). We simulated 10 000 new datasets by drawing parameter values from the best scenario posterior distributions and compared the distribution of their summary statistics with their values from the actual data.

### *Allee effect*

We compared two scenarios of growth for a population of size  $N$ : one without Allee effect (noAE) and one with a mate-finding Allee effect (AE). In both cases, the number of males  $M$  in the population was drawn from a binomial distribution of parameter  $p$ . In the noAE scenario, each female was considered mated as long as  $M > 0$ . In the AE scenario, the proportion of mated females was drawn from a binomial distribution of parameter  $1 - e^{-kM/N}$ . In both cases, population size at the next generation was the sum of the fecundity of each mated female, drawn from a Poisson distribution of parameter  $\lambda$ .

We ran computer simulations to generate datasets of 131 populations of initial sizes identical to our experimental populations. All model parameters were drawn from uniform distribution,  $p$  between 0 and 1,  $\lambda$  between 0 and 100 and  $k$  between 0 and 10 (for the AE scenario only). One million datasets were generated for each scenario. Six different summary statistics were computed for the datasets and the experimental populations and served as a basis for simulation selection: the proportion of extinctions, the mean and variance of geometric growth rates of non-extinct populations, mean and variance of the initial sizes of the non-extinct populations and the mean of population sizes weighted by their geometric growth rates.

The posterior probability of the noAE scenario was 0.917 while the probability of the AE scenario was 0.083 (Bayes factor = 11.028), indicating clearly the noAE scenario produced simulated datasets closer to the actual data than the AE scenario. Misclassifications between the two scenarios were quite rare, as the type I and II errors rates for the winning scenario (noAE) were respectively 0.173 and 0.098. Posterior model checking for the noAE scenario also gave good results. None of the summary statistics from the actual data were more extreme than 90% of the distribution of simulated summary statistics. This confirms that the noAE scenario explains well the observed data.

### *Density-dependent dispersal*

We compared two scenarios for a two-patch landscape with one initial population of size  $N$  and one initially empty patch: one with density-independent dispersal (DI) and one with density-dependent dispersal (DD). In both cases, the number of males in the population was drawn from a binomial distribution of parameter  $p$ . Each female produced a number of offspring drawn from a Poisson distribution of parameter  $\lambda$ . In the DI scenario, the number of dispersing individual to the second tube was drawn from a binomial distribution of dispersal parameter  $d$ . In the DD scenario the dispersal parameter was  $\frac{d}{1 + ae^{-rN}}$ .

We ran computer simulations to generate datasets of 87 populations of initial sizes identical to our experimental populations. All model parameters were drawn from uniform distributions,  $p$  between 0 and 1,  $\lambda$  between 0 and 100,  $d$  between 0 and 1, and for the DD scenario only,  $a$  and  $r$  were drawn from uniform distributions, respectively between 0 and 500 and between 0 and 2. One million datasets were generated for each scenario. For the actual data and the simulations, the effective dispersal rates  $R_1$  and  $R_2$  were computed.  $R_1$  was the recruitment in the initially empty patch over the initial population size.  $R_2$  was the recruitment in the initially empty patch over the recruitment in all patches. Nine different summary statistics were computed for the datasets and the experimental populations: the proportion of colonization, the mean and variance of  $R_1$  in landscapes where colonization occurred, the mean and variance of  $R_2$  in landscapes where colonization occurred, the mean and variance of the initial population sizes in landscapes where colonization occurred, the mean of the initial population sizes weighted by  $R_1$  and the mean of the initial population sizes weighted by  $R_2$ .



The posterior probability of the DI scenario was 0.225 while the probability of the DD scenario was 0.775 (Bayes factor = 3.4514), indicating that the DD scenario produced simulated datasets closer to the actual data than the DI scenario. Misclassifications between the two scenarios were rare, as the type I and II errors rates for the winning scenario (DD) were respectively 0.059 and 0.067. Posterior model checking for the DD scenario indicated that one of the nine summary statistics from the actual data was more extreme than 90% of the distribution of simulated summary statistics. However, this result was not significant after correction by False Discovery Rate (Benjamini and Hochberg 1995). This confirms that the DD scenario explains well the observed data.

## **References in Appendix 2**

- Beaumont, M. A. 2008. Joint determination of topology, divergence time, and immigration in population trees. - Renfrew C Matsumura S, Forster P, editor, *Simulation, Genetics and Human Prehistory*, McDonald Institute Monographs: 134-1541.
- Beaumont, M. A. 2010. Approximate Bayesian Computation in Evolution and Ecology. - In: Futuyma, D. J., et al. (eds.), *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41. Annual Reviews, pp. 379-406.
- Benjamini, Y. and Hochberg, Y. 1995. Controlling The False Discovery Rate : a Practical And Powerful Approach to Multiple Testing. - *J. R. Stat. Soc. Ser. B-Methodol.* 57: 289-300.
- Bertorelle, G. et al. 2010. ABC as a flexible framework to estimate demography over space and time: some cons, many pros. - *Molecular Ecology* 19: 2609-2625.
- Csillery, K. et al. 2012. abc: an R package for approximate Bayesian computation (ABC). - *Methods in Ecology and Evolution* 3: 475-479.
- Gelman, A. et al. 1995. *Bayesian data analysis*. - CRC press.
- R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. - R Foundation for Statistical Computing.
- Rasband, W. S. 1997-2015. *ImageJ*. - National Institutes of Health.



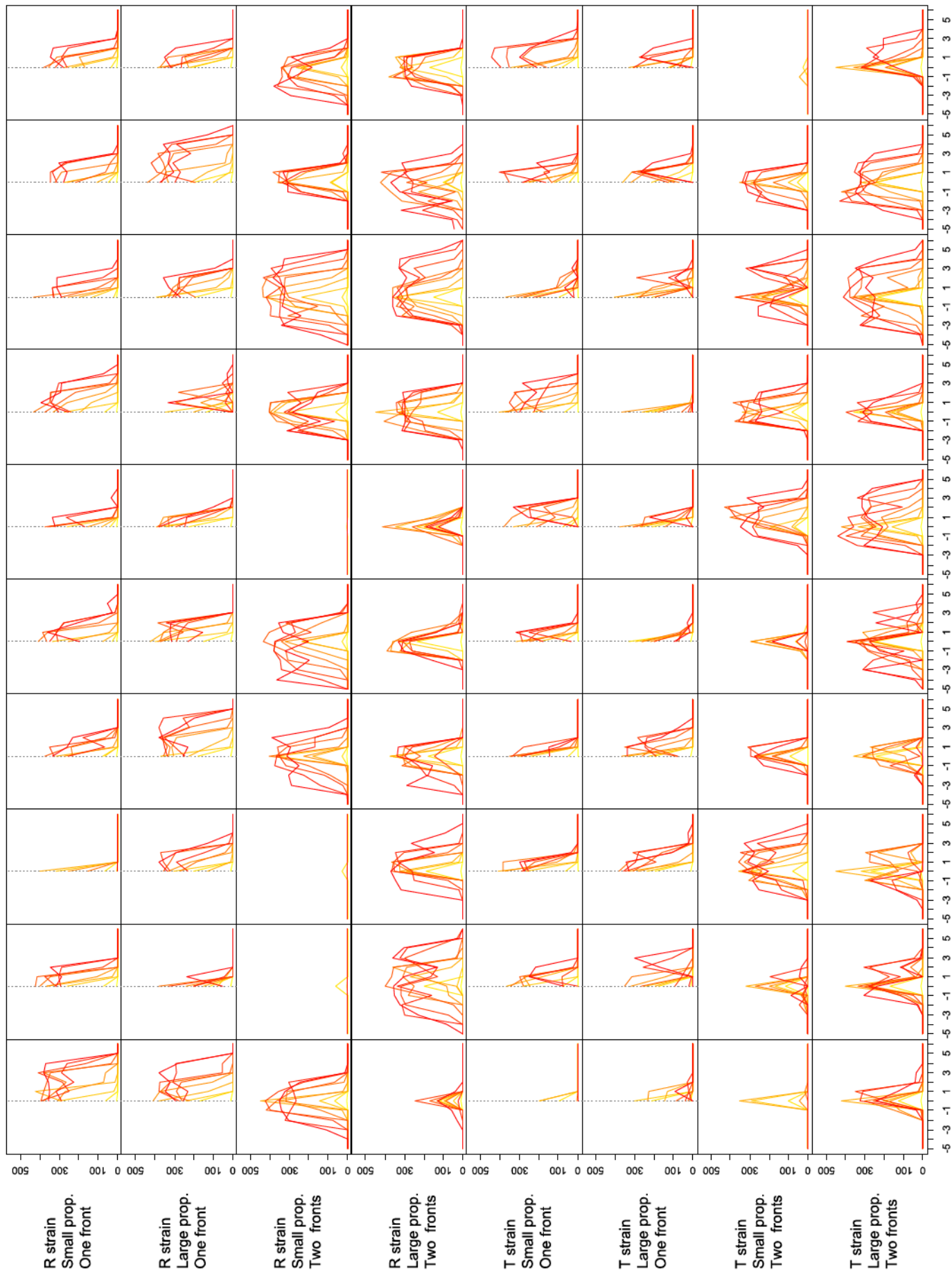


Figure A3 : Population sizes as a function of the patch position in the landscape (0 being the introduction site), during the ten generations of the experiment (from yellow to red). Each row contains the ten replicates for one treatment and one geographic strain. The one-front treatment metapopulations expand only on the right hand side of the introduction site, while the two-front treatment metapopulations expand in both directions. Prop. = propagule

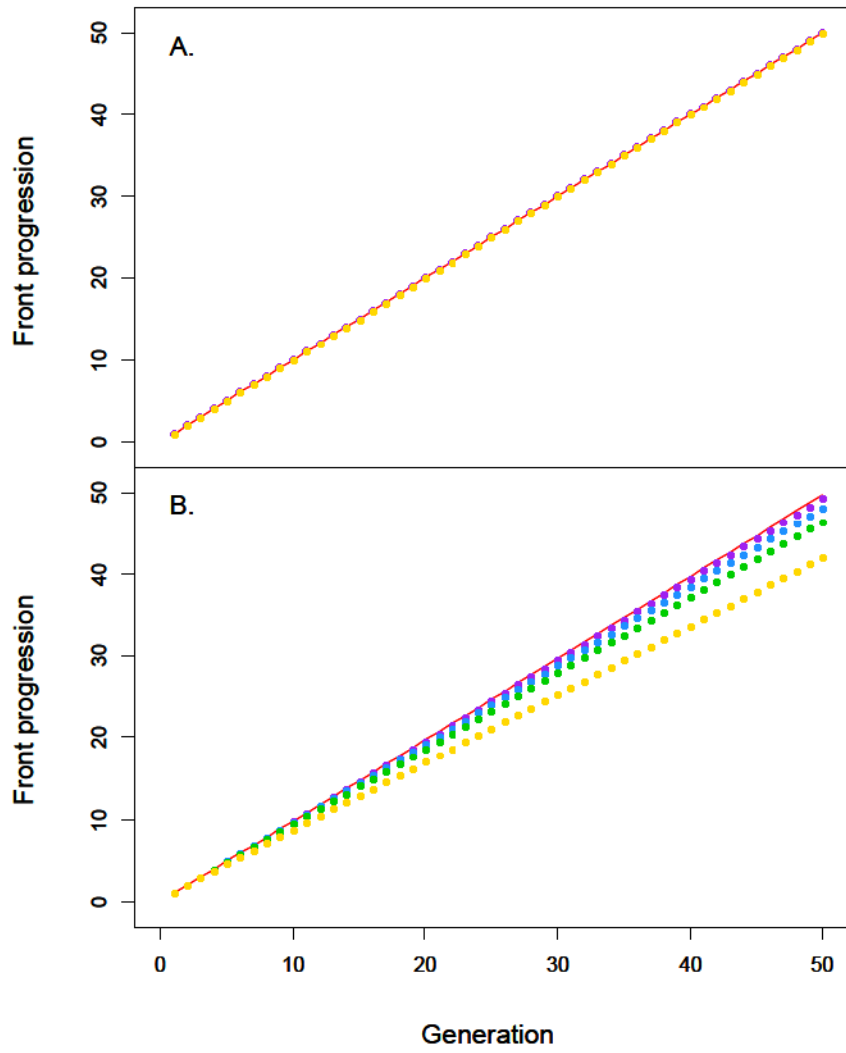


Figure A4: Front propagations simulated using deterministic (A) or stochastic dispersal (B), and either the Ricker model described in Eq. 4 (dots) or its linearization around  $x = 0$  (red line) as a growth function. Simulations were performed for  $A = 0$ ,  $\sigma_e^2 = 0$ ,  $\sigma_d^2 = 0$ ,  $r = 0.3$ ,  $d_{DI} = 0.3$ ,  $g = 0$ , and  $K = 300$  (purple),  $K = 100$  (blue),  $K = 50$  (green),  $K = 20$  (yellow)

Simulations with deterministic dispersal show no difference in front speed simulated with the full non-linear growth term in Eq. 4 or its linearization, which is expected of pulled fronts. However, simulations with stochastic dispersal exhibit a lower speed when simulated with Eq. 4. The difference between the two speeds is especially important for small carrying capacities, which constrain the population sizes. This pattern corresponds to a weakly pushed wave. The delay accumulated by front simulated with stochastic dispersal corresponds to front stops occurring in the discrete landscape.

## IV. THE DISPERSAL NETWORK

### Contexte

Les articles présentés dans le chapitre II font en partie la lumière sur la relation entre la connectivité du site d'introduction et l'établissement d'une population introduite. Les résultats que nous avons obtenus indiquent effectivement que celle-ci a un impact majeur à court terme, durant les premières générations après l'introduction des individus. Cependant, ils ne nous renseignent pas sur l'impact de la structure du paysage au-delà du voisinage immédiat du patch d'introduction. Après ce focus sur le site d'introduction, nous allons donc prendre de la hauteur, et considérer le paysage dans son ensemble. La question est alors : quel est l'impact de la structure spatiale des connexions entre les patchs sur l'établissement ? Pour y répondre, nous cherchons à identifier des structures de patchs, susceptibles d'affecter la dispersion des individus et la dynamique des populations. Pour cela, nous utilisons les modèles de réseaux. Ils sont utilisés dans des contextes variés, même au sein de la biologie (Proulx et al. 2005), ils ont été également étudiés pour décrire les paysages. Cantwell et Forman (1993) proposent de considérer les différents patchs d'habitat comme les nœuds d'un réseau reliés entre eux par la dispersion des individus. Urban et Keitt (2001) vont plus loin en essayant d'utiliser des métriques issues de la théorie associée aux réseaux pour caractériser les paysages. Leur objectif est l'étude des modifications de paysage dans le cadre de la conservation, comme dans leur cas sur la chouette tachetée (*Strix occidentalis*). Si ce contexte diffère de celui de l'invasion, les aires d'introduction peuvent tout de même être assimilées à des réseaux de la même manière. Considérer les paysages comme des réseaux nous permet également d'évaluer la structure des connexions entre les patchs à l'aide de deux métriques : l'agrégation (*clustering*) et la centralité (*centrality*).

L'agrégation est définie par Watts et Strogatz (1998) pour caractériser les réseaux en petit monde (*small world*), dont les nœuds ont tendance à former des agrégats (*clusters*). Ce sont des groupes de nœuds qui sont d'une part très connectés les uns aux autres, et d'autre part peu connectés au reste du réseau. L'agrégation a été particulièrement étudiée dans une discipline partageant des similitudes avec l'invasion : l'épidémiologie. Badham et Stocker (2010) par exemple, testent par simulation l'impact du taux d'agrégation dans un réseau sur le déroulement d'une épidémie. Ils utilisent un réseau social, où chaque individu est représenté par un nœud, et chaque interaction entre individus est une arête. Dans ce cadre, ils montrent qu'un taux d'agrégation élevé a tendance à limiter les épidémies à un nombre réduit d'individus. Dans un contexte d'invasion, l'équivalent serait un ensemble de patchs très connectés entre eux. Des individus introduits au sein d'un agrégat auraient tendance à disperser au sein de celui-ci sans en sortir. Les impacts attendus sur la colonisation sont donc similaires à ceux observés par Badham et Stocker (2010) : une invasion en partie circonscrite aux patchs de l'agrégat. Si cet article nous renseigne sur cet aspect, il ne nous renseigne pas sur l'impact d'un cluster sur la dynamique des populations introduites. En effet, le modèle utilisé est un modèle SIR, où les différents nœuds sont uniquement décrits par leur état : vulnérables (*susceptible*), ce qui signifie qu'ils peuvent être contaminés, infectés (*infected*), ce qui indique qu'ils sont contaminés et peuvent contaminer d'autres nœuds, ou rétablis (*recovered*), ce qui signifie qu'ils ne peuvent plus être contaminés ou contaminer d'autres nœuds. Les probabilités de transition d'un état à l'autre sont uniquement dépendantes de la manière dont les nœuds sont connectés les uns aux autres. L'aspect démographique est en revanche abordé par Minor et Urban (2008), qui utilisent le cadre théorique des réseaux pour étudier l'impact de l'agrégation sur la dynamique des populations, dans un contexte de conservation. Ils s'intéressent à l'impact de la perte de patchs (*node removal*) sur la connectivité dans le reste du paysage, et soulignent l'importance des nombreuses connexions

qui relie chaque patch d'un agrégat aux autres. Celles-ci permettent aux patches de l'agrégat de ne pas se retrouver isolés si un d'entre eux était supprimé. Dans un contexte d'invasion, ces multiples connexions impliquent que chaque patch est susceptible de recevoir un nombre important d'individus provenant des autres. Comme nous l'ont indiqué les résultats du chapitre III, une connectivité importante favorise la formation d'une métapopulation au sein de l'aire d'introduction. On peut donc supposer que, s'il ralentit la colonisation à l'échelle de la totalité du paysage, l'agrégat va avoir tendance à favoriser la persistance de la population introduite.

Les études concernant la centralité subdivisent cette métrique en différents types. Dans le cadre de cette thèse, nous en utilisons deux, proposées par Freeman (1979) pour caractériser certains nœuds dans les réseaux sociaux : la proximité (*closeness*) et l'intermédiarité (*betweenness*). La proximité est définie comme la tendance d'un nœud à être proche de tous les autres dans le réseau. Dans le contexte d'un paysage, cela correspond à un patch depuis lequel il est possible de rapidement disperser vers tous les autres. L'intermédiarité est la fréquence à laquelle un nœud se trouve sur le chemin entre deux autres nœuds du réseau. Un patch avec une intermédiarité élevée sera très souvent un point de passage obligé pour disperser entre deux points du paysage. Estrada et Bodin (2008) modélisent la dispersion des makis catta (*Lemur catta*) dans les forêts malgaches et mettent en évidence une corrélation importante entre la proximité et l'intermédiarité. Dans notre étude, nous les utilisons conjointement pour identifier des hubs, *i.e.* des patches très centraux dans le paysage. La présence de hubs dans le paysage a également un impact sur la dispersion des individus. Floerl et al. (2009) par exemple, ont simulé une invasion hypothétique d'un organisme marin se déplaçant par le biais de coques de bateaux. Ils mettent en évidence que les ports ou marinas particulièrement visités agissent comme des hubs : ils sont très rapidement colonisés, et favorisent les colonisations secondaires. En effet, les individus ont



plus de chances d'arriver dans ces patchs, mais peuvent également plus facilement coloniser un grand nombre de patchs en émigrant depuis un hub. Leur modèle est également un modèle SIR, qui ignore donc la dynamique des populations envahissantes. Les sites peuvent soit risquer d'être envahis (*susceptible*), être envahis (*infected*) ou protégés par des produits éliminant les organismes envahissant (*resistant*). Cependant, nous pouvons ici nous appuyer sur les résultats issus du chapitre III pour formuler des prédictions quant à l'impact des hubs sur la dynamique des populations. Puisque l'impact principal d'un hub est de disséminer les individus vers un grand nombre de patchs, son impact sur l'établissement va vraisemblablement décroître avec sa distance au site d'introduction. Si le hub est également le site d'introduction, il va initialement se comporter comme un patch très connecté. On s'attend donc à observer les effets identifiés au chapitre précédent : un site d'introduction fragilisé par l'émigration, mais des chances importantes de coloniser d'autres patchs dans le paysage. Si on éloigne le site d'introduction du hub en revanche, la population introduite initialement sera déjà bien établie avant qu'il soit colonisé. On peut donc s'attendre à un impact marginal sur l'établissement initial, et une accélération subséquente de la vitesse de colonisation.

L'étude des invasions en utilisant des modèles de réseaux est encore assez récente et peu développée. En particulier, l'impact de la dynamique des populations dans les différents patchs n'est généralement pas abordé. Dans l'étude présentée ci-dessous, nous proposons d'étudier l'influence de la structure spatiale des connexions dans l'aire d'introduction (mesurée par l'agrégation et la centralité) sur la dispersion des individus, ainsi que la dynamique des populations introduites.

#### Etude : agrégation, centralité et invasion

Afin de tester l'impact de la structure en réseau d'un paysage sur l'établissement et la colonisation au sein de l'aire d'introduction, nous avons tout d'abord simulé des invasions en

utilisant un modèle individu-centré. Nous avons généré les différents réseaux possibles et évalué la présence d'agrégats et de hubs en calculant des mesures d'agrégation et de centralité à l'échelle du paysage entier. Pour nos simulations, nous avons sélectionné les réseaux qui présentaient les valeurs de centralité ou d'agrégation les plus contrastées. Comme nous avons montré dans le chapitre III que l'effet Allee avait une influence importante sur l'établissement de la population initiale, ainsi que la colonisation d'autres patchs, nous l'avons également testé. Nous avons ensuite recréé certains de ces réseaux pour réaliser des introductions expérimentales en microcosme. Les simulations suggéraient que les effets de la centralité et de l'agrégation étaient indépendants, et que les effets de la centralité étaient plus importants. Pour maximiser le nombre de réplicats dans nos expériences, nous avons uniquement sélectionné les réseaux selon leur valeur de centralité. Afin de tester également l'impact de la position du site d'introduction par rapport au hub, nous avons introduit les individus soit dans le patch le plus éloigné du hub, soit dans le hub lui-même. Les paysages avec une centralité faible n'ayant pas de hub défini, le site d'introduction était tiré aléatoirement.

Les résultats des simulations indiquaient un impact négatif de l'agrégation sur la colonisation, mais pas l'effet positif attendu sur l'établissement. La centralité, elle, avait un effet positif sur la colonisation et négatif sur l'établissement. Cependant, ces effets négatifs des hubs n'étaient significatifs qu'en présence d'un effet Allee, et lorsque l'introduction était réalisée dans le hub lui-même. L'expérience sur *T. chilonis* a également confirmé l'impact positif de la centralité sur la colonisation du paysage, mais pas sur l'établissement : les taux d'extinction des populations étaient similaires quelle que soit la modalité. Les causes de ces extinctions en revanche, dépendaient de la position du site d'introduction par rapport au hub. Lorsque les individus étaient introduits dans le hub, l'extinction était provoquée par une émigration excessive, comme attendu. Lorsque les individus étaient introduits loin du hub en

revanche, nous observions des extinctions causées par une trop forte compétition dans le site d'introduction, et une connectivité trop faible empêchant la colonisation du reste du réseau.

Nous mettons donc bien en évidence un impact des métriques que nous avons étudié sur l'invasion. La structure des connexions dans l'aire d'introduction joue un rôle, non seulement sur la vitesse de colonisation, mais également sur dynamique des populations introduites, en réduisant la persistance du site d'introduction. Cependant, l'impact de structures telles que les agrégats de patchs ou les hubs sur l'établissement diminue fortement avec la distance au site d'introduction. Les invasions impliquant non seulement de la propagation des individus, mais également des dynamiques de populations locales, nous insistons donc sur l'importance d'en tenir compte au même titre que la dispersion.

**Article 3 : It's all about connections: hubs and invasions in habitat  
networks**

Morel-Journel, T., C. Rais Assa, L. Mailleret and E. Vercken. *Draft*.

1 It's all about connections: hubs and invasion in habitat networks

2  
3 Thibaut Morel-Journal<sup>1,2,3 \*</sup>, Claire Rais Assa<sup>1,2,3</sup>, Ludovic Mailleret<sup>1,2,3,4</sup>, Elodie Vercken<sup>1,2,3</sup>

4  
5 <sup>1</sup> INRA, UMR 1355 Institut Sophia Agrobiotech, 06903 Sophia Antipolis, France.

6 <sup>2</sup> Université de Nice Sophia Antipolis, UMR 1355 Institut Sophia Agrobiotech, 06903 Sophia  
7 Antipolis, France

8 <sup>3</sup> CNRS, UMR 1355 Institut Sophia Agrobiotech, 06903 Sophia Antipolis, France

9 <sup>4</sup> INRIA, Biocore, 06902 Sophia Antipolis, France

10  
11 \*Corresponding author (email: [thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr](mailto:thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr))



## INTRODUCTION

Invasions are sequential processes extending from the arrival of individuals in a new habitat to their spread beyond the introduction site (Williamson and Fitter 1996, Blackburn et al. 2011). The success of invaders is driven by various factors, which can be intrinsic to the introduced populations (Fauvergue et al. 2012), or depend on the characteristics of environment they encounter (Shea and Chesson 2002, Melbourne et al. 2007). For instance, the spatial structure of the introduction area and the way it interacts with local population dynamics can affect invasion success, at establishment and during spread. According to graph theory, the landscape in which individuals are introduced can be approximated as a network of nodes, which are habitat patches, linked together by edges, which are migration pathways (Bunn et al. 2000, Urban et al. 2009). Within this conceptual framework, network metrics provide information about the characteristics of the landscape (Minor and Urban 2007, Rayfield et al. 2011), which can be useful to infer invasion patterns.

One of those major landscape characteristics is connectivity, i.e. the degree to which the landscape facilitates or impedes movement between habitat patches (Taylor et al. 1993). By driving migratory fluxes between habitats, connectivity has a direct impact on the distribution of individuals in the introduction area. On the one hand, it promotes dispersal between populations and might increase their persistence by allowing recolonization (Hanski and Gilpin 1991) and rescue effects (Brown and Kodric-Brown 1977). On the other hand, if it increases dispersal, connectivity can also interact with demographic mechanisms such as Allee effects (Allee et al. , Courchamp et al. 2008), and negatively affect the establishment success of small populations, such as the population initially introduced (Kanarek et al. 2013, Parlato and Armstrong 2013). However, the impacts of connectivity depend on its relationship with the individuals' dispersal rate. If individuals move according to a diffusion process (Okubo 1980), their emigration rate is expected to increase with the number of dispersal

opportunities, i.e. the number of connections of the patch. Conversely, this effect is not expected if individual movement was not random but depended on other biological signal.

Network metrics can be used to characterize landscape connectivity (Minor and Urban 2008, Minor and Gardner 2011). We focus here on two metrics which both characterize the connection structure between patches: clustering and centrality. Clustering indicates the presence of clusters i.e. groups of nodes well connected in the landscape (Watts and Strogatz 1998, Jordan et al. 2003). Clusters have been shown to slow down invasions by “trapping” individuals within patches well connected to each other but less connected to the rest of the landscape (Badham and Stocker 2010). Despite numerous measures, the concept of centrality always relates to the influence of one given patch on the rest of the landscape (Freeman 1979, Estrada and Bodin 2008). We identify here as hubs the highly central patches, i.e. those which concentrate an important proportion of dispersal fluxes within the landscape. Those hubs tend to increase landscape connectivity by shortening the way between distant patches, and they are expected to accelerate landscape invasion by allowing the colonization of numerous new patches (Muirhead and Macisaac 2005).

In this study, we tested the relationship between network metrics describing the structure of the landscape and the invasion pattern. First, we developed an individual based model describing invasion dynamics in a spatial environment and simulated invasions in landscapes with contrasted levels of centrality and clustering. Second, we performed artificial introductions of hymenopteran parasitoids (*Trichogramma chilonis*) in laboratory microcosm landscapes chosen according to their centrality values. The results of this study highlight the importance of spatial heterogeneity in connectivity within an invaded landscape as a factor affecting establishment success and subsequent population spread. Yet, they also indicate that this effect is greatly conditioned by the dispersal behavior of individuals and the location of the introduction itself.

## MATERIAL AND METHODS

### *Model*

We developed an individual-based model in discrete time to simulate population dynamics in discrete patchy landscapes. Our model was split in two successive phases: (i) dispersal across the different habitat patches and (ii) local population growth.

During the dispersal phase, individuals could disperse to neighboring patches only. The number of individuals in patch  $i$  just after dispersal  $D_{i,t}$  was the result of emigration from this patch and immigration from the  $n_i$  neighboring patches:

$$D_{i,t} = N_{i,t} - E_{i,t} + \sum_{j=1}^{n_i} I_{j,i,t}, \quad i \neq j \quad (1)$$

with  $E_{i,t}$  the number of individuals emigrating from patch  $i$  at time  $t$  and  $I_{j,i,t}$  the number of individuals dispersing from a neighboring patch  $j$  to patch  $i$  at time  $t$ .  $E_{i,t}$  was a stochastic draw from a binomial distribution:

$$E_{i,t} \sim \text{Binomial}(N_{i,t}, p_i), \quad (2)$$

with  $p$  the dispersal probability of each individual. The migrant proportion depended on the dispersal strategy, i.e. either diffusive or non-diffusive dispersal. In the diffusive (random) dispersal case, the more the patch  $i$  was connected to other patches, the more an individual was prone to disperse. Therefore, the probability that an individual emigrated from patch  $i$  read:

$$p_i = 1 - (1 - p_1)^n, \quad (3)$$

with  $p_1$  that an individual disperses when  $n = 1$ . Conversely, if individuals had a fixed dispersal probability,  $p_i$  was a constant. Since dispersal in all directions was equally likely, dispersing individuals from each population were distributed in the neighboring patches according to a uniform law.

The local population growth phase occurred after dispersal, and followed the general

principles proposed by Melbourne and Hastings (2008). Only some of the  $D_{i,t}$  adults in patch  $i$  had access to reproduction. The number of reproducing adults in patch  $i$   $R_{i,t}$  was drawn from a binomial distribution:

$$R_{i,t} \sim \text{Binomial}(D_{i,t}, r) \quad (3)$$

with  $r$  the probability that an individual access to reproduction. The number of offspring produced by those  $R_{i,t}$  adults was then drawn from a Poisson distribution:

$$O_{i,t} \sim \text{Poisson}(R_{i,t} \beta \gamma e^{-\alpha D_{i,t}}) \quad (3)$$

with  $\beta$  the fecundity rate of individuals,  $\alpha$  a competition factor affecting adults and  $\gamma$  the impact of a potential Allee effect (i.e. the effective proportion of individuals that are going to give birth to offspring):

$$\gamma = 1 - (1 - a)^{R_{i,t}} \quad (5)$$

with  $a$  the probability for a unique individual to give birth to offspring. If  $a = 1$ ,  $\gamma = 1$  and there is no Allee effect. The number of adults in patch  $I$  at the next generation  $N_{i,t+1}$  was determined as the number of offspring surviving until adult stage. It was drawn from a binomial distribution:

$$N_{i,t+1} \sim \text{Binomial}(O_{i,t}, s) \quad (6)$$

with  $s$  the larval survival rate, assumed to be constant.

#### *Characterization of landscape structure*

The landscape structure was characterized by network structures. Each landscape was made of  $k_n$  nodes connected by  $k_e$  edges. Two indices were used to characterize each network structure: its clustering  $T$  and its centrality  $C$ . Network clustering is classically used to identify clusters within a network, i.e. group of nodes highly connected to one another (Watts and Strogatz 1998, Montoya and Sole 2002).

$$T = \frac{1}{k_n} \sum_{i=1}^{k_n} \frac{v_i}{w_i}, \quad w_i = \frac{n_i(n_i-1)}{2} \quad (7)$$

with  $n_i$  the number of nodes neighboring the node  $i$  and  $v_i$  the number of edges connecting those neighbors.  $T$  varies between 0 and 1, important values of  $T$  indicating highly clustered networks.

Centrality indices are classically defined at the node level, and can be used to identify hubs, i.e. nodes concentrating flows (Freeman 1979). We consider here the betweenness centrality  $CB$  and the closeness centrality  $CC$ , which are both based on the concept of shortest path, i.e. the smallest number of nodes that have to be crossed to go from one node to another. Following (Estrada and Bodin 2008),  $CB_i$  is computed as the fraction of all the shortest paths within a network that go through a node  $i$ :

$$CB_i = \sum_j \sum_k \frac{\rho(j, i, k)}{\rho(j, k)}, \quad i \neq j \neq k \quad (8)$$

with  $\rho(k, j)$  the number of shortest paths from patch  $k$  to patch  $j$ ,  $\rho(j, i, k)$  the number of these shortest paths that pass through node  $i$ . High values of  $CB_i$  indicate a major crossing point within the network.  $CC_i$  characterizes the distance between node  $i$  and the other nodes in the landscape:

$$CC_i = \frac{(k_n - 1)}{\sum_j sp(i, j)}, \quad i \neq j \quad (9)$$

with  $sp(i, j)$  the length of the shortest path between patch  $i$  and patch  $j$  (Freeman 1979, Estrada and Bodin 2008). High values of  $CC_i$  indicate patches close to all the other patches in the network. We expected hubs to score high on both values of centrality compared to the other nodes. Therefore, networks with strong hubs had one patch with a much higher centrality than the others. To identify such networks, we computed a network-level centrality index  $C$ :



$$C = \max \left( \frac{BC_i}{\sum_{i=1}^{k_n} BC_i} \right) \max \left( \frac{CC_i}{\sum_{i=1}^{k_n} CC_i} \right) \quad (10)$$

which was the product of the maximum betweenness and closeness of the most central patch in the network. As this value was relative to the other patches, the values of betweenness and closeness were averaged over the sum of the centralities of all the patches in the landscape.

### *Numerical simulations*

We simulated invasions in landscapes with spatial structures drawn from network structures using the R software (R Development Core Team 2015) and followed the population dynamics over 50 generations. We generated unlabeled (i.e. every node was identical) undirected (i.e. going from node  $i$  to node  $j$  is as likely as going from node  $j$  to node  $i$ ) connected (every node can be reached from any other node) networks with 10 nodes and 15 edges using the ‘igraph’ package (Csardi and Nepusz 2006). We obtained 112 612 different structures and computed their centrality  $C$  and clustering  $T$ . To test the effects of centrality, we selected landscapes whose structure followed topologies with either (i) high centrality ( $C$  in the top 10% of the distribution of all values of  $C$ ) or (ii) low centrality ( $C$  in the bottom 10% of the distribution of all values of  $C$ ), and moderate clustering ( $T$  between the 45<sup>th</sup> and the 55<sup>th</sup> percentile of the distribution of all values of  $T$ ). To test the effects of clustering, we selected landscapes whose structure followed topologies with either (iii) high clustering ( $T$  in the top 10% of the distribution of all values of  $T$ ) or (iv) low clustering ( $T$  in the bottom 10% of the distribution of all values of  $T$ ), and moderate centrality ( $C$  between the 45<sup>th</sup> and the 55<sup>th</sup> percentile of the distribution of all values of  $C$ ) (Figure 1).

In landscapes with high centrality, the introduction site was either the closest or the furthest away patch from the most central ones. To identify such patches, we computed  $h_i$ , an index describing the centrality values of each patches weighted by their distance to patch  $i$ :

$$h_i = \sum_j \frac{BC_j CC_j}{sp(j, i) + 1} \quad (11)$$

with  $BC_i$  and  $CC_i$  the betweenness and closeness centralities of patch  $j$  and  $sp(i, j)$  the length of the shortest path between patch  $i$  and patch  $j$ . The patches closest to the most central ones had higher the value of  $h_i$ . In the other landscapes, the introduction site was chosen at random.

We performed sensitivity analyses for parameter  $p_I$  (see Eq. 3) to investigate the influence of dispersal rate. We tested values between 0.005 and 0.8, and did not detect qualitative changes in the invasion pattern. Thereafter, we simulated invasions with  $r = 0.9$ ,  $\beta = 25$ ,  $s = 0.1$  and  $p_I = 0.07$ . We tested the influence of Allee effects ( $a = 1$  or  $a = 0.18$ ).

We analyzed four response variables: the percolation time, the global extinction rate, the introduction site extinction rate and the number of local extinctions. They were all analyzed with generalized linear models, to test the effects of landscape centrality and clustering. For every model, we computed the proportion of variance explained by each factor, and assumed a significant effect when one of them explained more than 15% of the variance in the simulated data. Considering the stochasticity intrinsic to the model, this threshold was high enough to identify factors with a substantial impact on the variables considered. The percolation time was computed as the number of generations in which the introduced individuals colonized the whole landscape, and followed a Poisson distribution. The introduction site extinction rate was the proportion of simulations where the introduction site went extinct at least once, while the global extinction rate was computed as the proportion of simulations where all patches went extinct. Both followed a binomial distribution. The local extinction rate was computed as the number times a local patch went extinct over the number of colonizations. As it was a rate, it was analyzed with a logistic regression.

## Experiments

To experimentally test the predictions of our model, we performed experimental introductions of an insect population in laboratory networks of patches. Each patch was a transparent tube (height: 100 mm, diameter: 50 mm) connected to neighboring patches by transparent plastic pipes (length 400 mm, diameter: 5mm). Temperature and light conditions were maintained constant, with 16-hour daylight (25°C) / 8-hour dark (20°C) cycle and 70% humidity. We used the minute wasp *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: *Trichogrammatidae*) as a biological model. At each generation, each patch was provided with approx. 450 eggs of the Mediterranean flour moth *Ephesia kuehniella* (Lepidoptera: *Pyralidae*) to parasitize. The *E. kuehniella* eggs used during the experiment were irradiated earlier, thus preventing larvae from emerging but allowing the wasps to develop. Each generation lasted nine days and comprised two days of adult life, during which *Trichogrammas* could mate, lay eggs and disperse in the landscape. The adult phase was stopped by removing the adults from the experiment. *Trichogramma* larvae would then develop in *E. kuehniella* eggs, which would cause the host eggs to turn dark because of the chitinization of the parasitoid pupae (Reay-Jones et al. 2006). Eventually, the larvae would emerge as adults and form the next generation. Parasitized eggs were thereafter counted with the ImageJ software (Rasband 1997-2015) to estimate population sizes. Data obtained through the monitoring of parasitized eggs counts were subsequently analyzed with the R software (R Development Core Team 2015).

We performed introductions of 15 individuals into 63 artificial landscapes chosen for their centrality values and monitored the invasion dynamics over ten generations. We randomly selected 42 topologies from those with high centrality ( $C$  in the top 10% of the distribution of all values of  $C$ ) and 21 from those with low centrality ( $C$  in the bottom 10% of the distribution of all values of  $C$ ). In the networks with high centrality, individuals were initially introduced either in the patch with the highest or the lowest value of index  $h$  (see Eq.

11) (21 replicates for each modality of introduction). The introduction site was chosen randomly in the networks with low centrality.

We computed and analyzed the colonization speed, the global extinction rate, the introduction site extinction rate and the number of local extinctions. The three extinction rates were computed the same way as in the simulations. They were analyzed with binomial generalized linear mixed models, with the *glmer* function of the *lme4* package (Bates et al. 2013), with the experimental bloc as a random effect. As most of the invasions did not have time to colonize all the landscape, we could not compute the percolation time of the invasions. The colonization speed was computed as the number of colonized patches. The influence of the experimental treatment was tested in interaction with time. As they were patch counts, results were analyzed with a Poisson generalized linear mixed model with the *glmer* function of the *lme4* package, with the replicate as a random effect. Every time, the model including the treatments and the one with the random effect only were compared using Akaike Information Criterion (Akaike 1974). For each fit, we computed  $\Delta AIC$  as the difference between the AIC of the model with and without the treatments. We considered that the model with the treatments was significantly better if  $\Delta AIC < -2$ .

## RESULTS

### *Simulations*

The effect of the centrality on colonization and establishment was highly dependent on the location of the introduction site. The hubs significantly increased the speed at which individuals colonized the landscape, but only when the introduction was performed close to the most central patches (Table 1). The effect of clustering on colonization speed was opposite: it decreased the invasion speed, especially when individuals were introduced far



from the most central patches. The effect was still present when introduction was performed close to them, although it was weaker, with less than 15% of variance explained (Table 2).

We did not observe any significant impact of centrality on the different extinctions rates (total extinction, extinction of the introduction site or local extinction) when the introduction was performed far from the most central patches. When it was performed close to them however, centrality only increased the introduction site extinction rate when there was no Allee effect (Table 1). This means that the presence of a hub only increased the extinction risks of the initial introduced population itself. In invasions with Allee effects, centrality had an overall negative impact on establishment. It increased all three extinction rates. The clustering had no significant effect on extinction (Table 2).

#### *Experiment*

Individuals colonized the landscape the fastest when they were introduced in a landscape with high centrality closest to the most central patches (Figure 1) ( $z = 5.263$ ,  $p < 0.0001$ ). However, we did not detect any difference in the colonization speed between introductions in landscapes with low centrality and landscape with high centrality and an introduction site far from the central patches ( $p = 0.288$ ).

The models explaining the extinctions were not significantly improved by adding the experimental treatments as an explanatory variable, whether it was for the whole landscape ( $\Delta AIC = 1.87$ ), the introduction site ( $\Delta AIC = 3.41$ ) or the local extinction rate ( $\Delta AIC = 3.40$ ). However, we observed differences in the sizes of the populations that went to extinction. Those population sizes followed an overdispersed Poisson distribution, so we analyzed the differences with a negative binomial generalized model. The results revealed that populations going to extinction were larger after introductions in high centrality landscapes, far from the most central patches ( $z = 2.504$ ,  $p = 0.012$ ) (Figure 2).



## DISCUSSION

### *Effects on dispersal and establishment*

Simulation results confirmed the impact of clustering and centrality on spread observed in epidemiology (da Gama and Nunes 2006, Badham and Stocker 2010). They had opposite effects on the colonization speed. In highly clustered landscapes, dispersal within clusters was favored at the expense of dispersal between clusters. Therefore, colonization of the whole landscape was hindered. Conversely, in highly central landscapes, hubs were used as a passing point to reach all the patches in the landscape. Yet, this was only true if individuals were introduced close to the most central patch, which usually meant introduced in the hub itself. These results were fully confirmed by the experiments, where we found that centrality increased colonization speed, but only for the treatment whit introduction in the hub. By using landscapes with moderate centrality to test the impact of clustering on invasion, we were also able to evidence the opposite effects of the two landscape parameters. Indeed, we could see that the impact of clustering decreased when individuals were introduced close to the most central patches.

While the impact of our metrics on invasion speed was straightforward, this was not the case regarding establishment. Firstly, we were not able to evidence any impact of clustering on any of our extinction rate variables. This suggests that the potential metapopulation created in the clusters did not have a significant impact on the persistence of the other patches, as we could have expected according to Morel-Journel et al. (2015). Secondly, we showed a negative impact of centrality on establishment, but only when the introduction was performed into the hub itself. In the absence of Allee effects, the hub only

had an effect on the introduction site persistence. However, we observed total establishment failures (i.e. extinctions of all the patches), as well as more local extinction because of the hub when populations were subject to an Allee effect. These results suggest that only the patches really close to the introduction site have a real impact on establishment. During the experiment, individuals introduced far from the most central patches tended to be trapped in the introduction site. Eventually they suffered from competition, which lead the introduced populations to extinction. This lead to establishment failures, as individuals did not have the opportunity to colonize any other patch in the landscape. This result suggests that the distance between the introduction site and hubs should be intermediate. They should not be too close to the introduction site, to not decrease establishment rates by favoring dispersal. However, they should not be too far either to have a beneficial impact on colonization speed.

As we have seen that the negative impact of hubs on establishment was only visible when introduction was performed really close to the most central patches. This is because the population is otherwise already established when the invasion reaches the hub. The impact on colonization speed however, likely disappears because all the patches in our landscapes were already colonized when the introduction reached the hub. Yet, this only showed that they had no impact in the colonization of the vicinity of the introduction site. However they could still favor expansion As we studied mostly establishment, we only considered the patches surrounding the introduction site itself, i.e. small networks. If we had considered more patches, for example to study individual spread, hubs could have had an impact on invasion speed, even when further from the introduction site.

While they are often used in other fields, networks are still rarely considered to study biological invasions. Even when they are, they usually do not take the local dynamics of the introduced populations into account (e.g. Ferrari and Lookingbill 2009, Floerl et al. 2009). Here, we do not only evidence the impact of hubs on spread, but also on establishment. By

304 favoring dispersal, hubs do decrease the initial population size, and increase the establishment  
305 failure risks of the introduced population. We argue that studies on invasions in habitat  
306 network should take the local population dynamics into account, as well as individual  
307 dispersal, to fully understand invasion dynamics and patterns.

308 **ACKNOWLEDGEMENTS**

309         We gratefully acknowledge the support of the Department Santé des Plantes et  
310 Environnement from the INRA. This research was supported in part by the European  
311 Commission through the 7th Framework Program (PURE project, contract number 265865).  
312 This work is a part of the thesis of TMJ, financed by the University of Nice Sophia Antipolis.  
313 The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or  
314 preparation of the manuscript.

## 315 REFERENCES

- 316 Akaike, H. 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. *IEEE Transactions on*  
 317 *Automatic Control* **19**:716-723.
- 318 Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt. 1949. *Principles of animal*  
 319 *ecology*. Saunders Co., Philadelphia.
- 320 Badham, J. and R. Stocker. 2010. The impact of network clustering and assortativity on  
 321 epidemic behaviour. *Theoretical Population Biology* **77**:71-75.
- 322 Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2013. lme4: Linear mixed-effects models  
 323 using Eigen and S4. .
- 324 Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarosik, J. R. U.  
 325 Wilson, and D. M. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological  
 326 invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **26**:333-339.
- 327 Brown, J. H. and A. Kodric-Brown. 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography - Effect of  
 328 Immigration on Extinction. *Ecology* **58**:445-449.
- 329 Bunn, A. G., D. L. Urban, and T. H. Keitt. 2000. Landscape connectivity: A conservation  
 330 application of graph theory. *Journal of Environmental Management* **59**:265-278.
- 331 Courchamp, F., J. Gascoigne, and L. Berec. 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*.  
 332 Oxford University Press, Oxford.
- 333 Csardi, G. and T. Nepusz. 2006. The igraph software package for complex network research.  
 334 *InterJournal Complex Systems*:1695.
- 335 da Gama, M. M. T. and A. Nunes. 2006. Epidemics in small world networks. *European*  
 336 *Physical Journal B* **50**:205-208.
- 337 Estrada, E. and O. Bodin. 2008. Using network centrality measures to manage landscape  
 338 connectivity. *Ecological Applications* **18**:1810-1825.
- 339 Fauvergue, X., E. Vercken, T. Malausa, and R. Hufbauer. 2012. The biology of small,  
 340 introduced populations, with special reference to biological control. *Evolutionary*  
 341 *Applications*.
- 342 Ferrari, J. R. and T. R. Lookingbill. 2009. Initial conditions and their effect on invasion  
 343 velocity across heterogeneous landscapes. *Biological Invasions* **11**:1247-1258.
- 344 Floerl, O., G. J. Inglis, K. Dey, and A. Smith. 2009. The importance of transport hubs in  
 345 stepping-stone invasions. *Journal of Applied Ecology* **46**:37-45.
- 346 Freeman, L. C. 1979. Centrality in Social Networks Conceptual Clarification. *Social*  
 347 *Networks* **1**:215-239.
- 348 Hanski, I. and M. Gilpin. 1991. Metapopulation Dynamics : Brief History and Conceptual  
 349 Domain. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**:3-16.
- 350 Jordan, F., A. Baldi, K. M. Orci, I. Racz, and Z. Varga. 2003. Characterizing the importance  
 351 of habitat patches and corridors in maintaining the landscape connectivity of a  
 352 *Pholidoptera transsylvanica* (Orthoptera) metapopulation. *Landscape Ecology* **18**:83-  
 353 92.
- 354 Kanarek, A., C. Webb, M. Barfield, and R. Holt. 2013. Allee effects, aggregation, and  
 355 invasion success. *Theoretical Ecology* **6**:153-164.
- 356 Melbourne, B. A., H. V. Cornell, K. F. Davies, C. J. Dugaw, S. Elmendorf, A. L. Freestone, R.  
 357 J. Hall, S. Harrison, A. Hastings, M. Holland, M. Holyoak, J. Lambrinos, K. Moore,  
 358 and H. Yokomizo. 2007. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or  
 359 hostile takeover? *Ecology Letters* **10**:77-94.
- 360 Melbourne, B. A. and A. Hastings. 2008. Extinction risk depends strongly on factors  
 361 contributing to stochasticity. *Nature* **454**:100-103.



- Minor, E. S. and R. H. Gardner. 2011. Landscape connectivity and seed dispersal characteristics inform the best management strategy for exotic plants. *Ecological Applications* **21**:739-749.
- Minor, E. S. and D. L. Urban. 2007. Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning. *Ecological Applications* **17**:1771-1782.
- Minor, E. S. and D. L. Urban. 2008. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology* **22**:297-307.
- Montoya, J. M. and R. V. Sole. 2002. Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology* **214**:405-412.
- Morel-Journel, T., P. Girod, L. Mailleret, A. Auguste, A. Blin, and E. Vercken. 2015. The highs and lows of dispersal: how connectivity and initial population size jointly shape establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos*:n/a-n/a.
- Muirhead, J. R. and H. J. Macisaac. 2005. Development of inland lakes as hubs in an invasion network. *Journal of Applied Ecology* **42**:80-90.
- Okubo, A. 1980. *Diffusion and ecological problems: mathematical Models*. Springer-Verlag Berlin.
- Parlato, E. H. and D. P. Armstrong. 2013. Predicting post-release establishment using data from multiple reintroductions. *Biological Conservation* **160**:97-104.
- R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rasband, W. S. 1997-2015. *ImageJ*. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- Rayfield, B., M. J. Fortin, and A. Fall. 2011. Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology* **92**:847-858.
- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:170-176.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* **68**:571-573.
- Urban, D. L., E. S. Minor, E. A. Treml, and R. S. Schick. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters* **12**:260-273.
- Watts, D. J. and S. H. Strogatz. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature* **393**:440-442.
- Williamson, M. and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* **77**:1661-1666.

396 **TABLES**

397 **Table 1: Deviance in the simulated data explained by centrality**

Introduction site	Variable	No Allee effect (%)	With Allee effect (%)
Close to central patches	invasion speed	17.3	19.6
	extinction (introduction site)	15..3	43.4
	extinction (total)	< 0.01	18.9
	extinction (local)	3.2	15.2
Far from central patches	invasion speed	< 0.01	< 0.01
	extinction (introduction site)	< 0.01	< 0.01
	extinction (total)	< 0.01	< 0.01
	extinction (local)	< 0.01	3.3

398

399

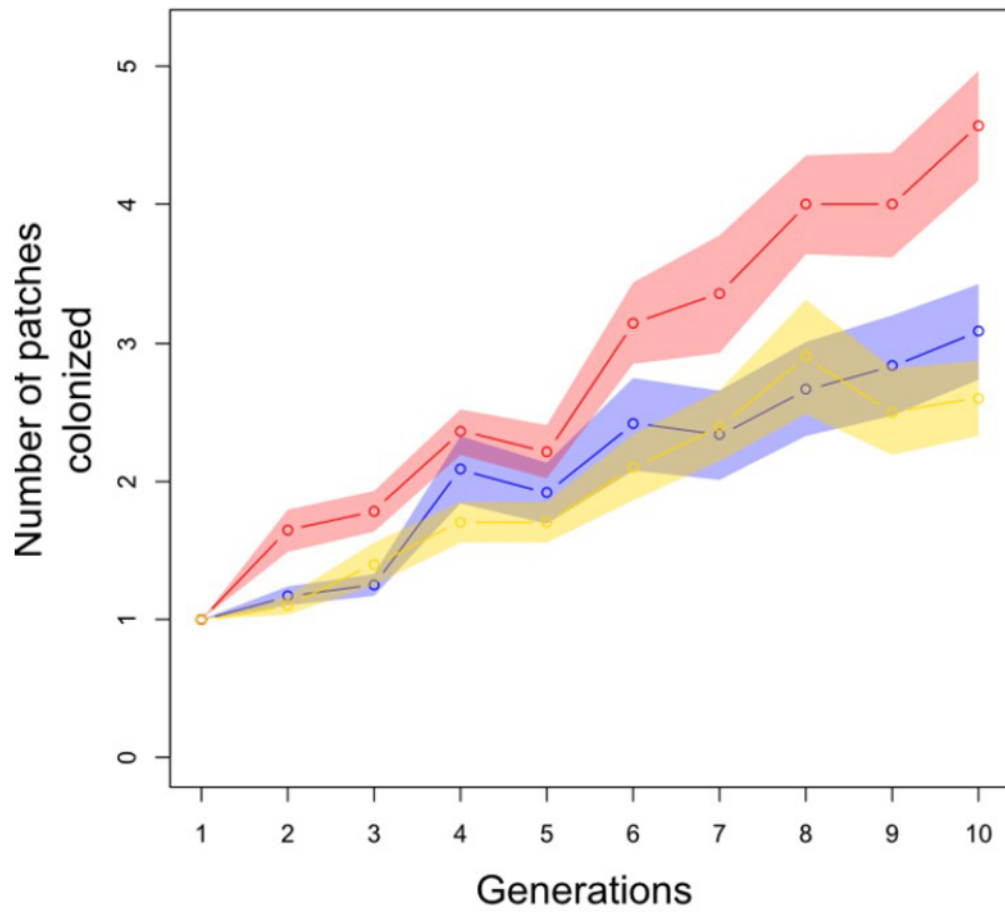
400 **Table 2: Deviance in the simulated data explained by clustering**

Introduction site	Variable	No Allee effect (%)	With Allee effect (%)
Close to central patches	invasion speed	13,8%	7,7%
	extinction (introduction site)	< 0.01	< 0.01
	extinction (total)	< 0.01	< 0.01
	extinction (local)	< 0.01	< 0.01
Far from central patches	invasion speed	28,2%	26,5%
	extinction (introduction site)	< 0.01	< 0.01
	extinction (total)	< 0.01	< 0.01
	extinction (local)	< 0.01	< 0.01

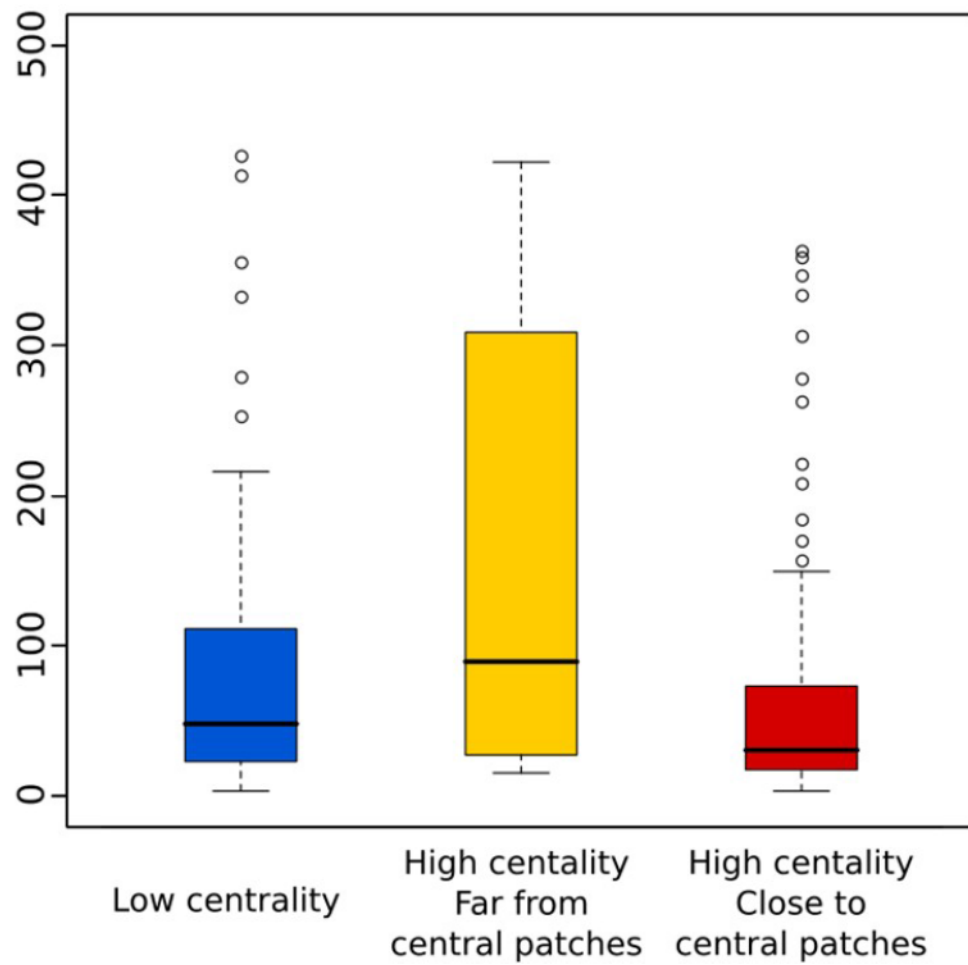
## FIGURE LEGENDS

**Figure 1:** Mean number of patches colonized during the experiment as a function of time, for introduction in low centrality landscapes (blue dots) and high centrality landscapes, with introduction close to the most central patches (red dots) or far from the most central patches (yellow dots). The shaded areas represent the 95% confidence intervals of the mean for each generation and each treatment.

**Figure 2:** Boxplots representing the population sizes before extinction recorded during the experiment, for introductions in low centrality landscapes (blue) and high centrality landscapes, with introduction close to the most central patches (red) or far from the most central patches (yellow).



**Figure 1:** Mean number of patches colonized during the experiment as a function of time, for introduction in low centrality landscapes (blue dots) and high centrality landscapes, with introduction close to the most central patches (red dots) or far from the most central patches (yellow dots). The shaded areas represent the 95% confidence intervals of the mean for each generation and each treatment.



**Figure 2:** Boxplots representing the population sizes before extinction recorded during the experiment, for introductions in low centrality landscapes (blue) and high centrality landscapes, with introduction close to the most central patches (red) or far from the most central patches (yellow).



# V. THE GOOD, THE BAD AND THE EMPTY

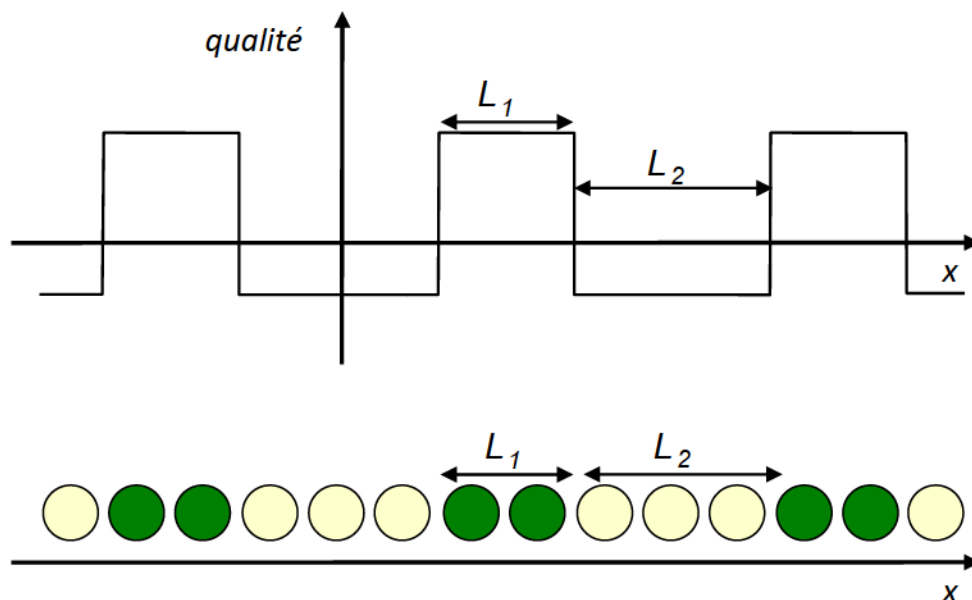
## Contexte

Dans les deux chapitres précédents nous avons étudié les différentes manières dont la structure spatiale des connexions entre les patchs peut influencer l'établissement, au niveau du site d'introduction (dans le chapitre III) et au niveau de tout le paysage (dans le chapitre IV). Les trois études présentées font cependant toutes l'hypothèse que les patchs du paysage sont identiques dans leurs caractéristiques intrinsèques. En dehors des effets liés à la dispersion, leur dynamique interne est donc la même. Dans ce chapitre, nous allons traiter de l'hétérogénéité qui peut exister entre ces patchs. Plus particulièrement, nous allons nous intéresser à l'impact de la structure spatiale de la qualité d'habitat. Ce sujet n'est encore que rarement abordé dans le cadre des invasions, l'essentiel de la littérature sur laquelle nous nous appuyons ici est donc théorique.

Comme nous l'avons fait dans le chapitre III pour la connectivité, il est tout d'abord possible de se concentrer sur le site d'introduction lui-même. A l'aide d'un modèle spatialement explicite et en une dimension, Schreiber et Lloyd-Smith (2009) étudient entre autres l'impact de la qualité du site d'introduction par rapport au reste du paysage sur l'établissement. Ils montrent que, si les individus ont de bonnes capacités de dispersion, c'est la qualité de tous les patchs de l'aire d'introduction, plutôt que celle du site d'introduction lui-même, qui détermine l'établissement. Ainsi, une forte dispersion peut être délétère si les patchs proches sont de mauvaise qualité et agissent comme des puits (Pulliam 1988). Cependant, la dispersion peut également favoriser l'établissement si elle permet aux individus

de quitter un site d'introduction de mauvaise qualité, et coloniser de meilleurs patches dans le reste du paysage.

Au niveau de la totalité du paysage, plusieurs études abordent l'hétérogénéité de manière simplifiée : plutôt que de considérer un gradient de qualité d'habitat, elles utilisent deux types d'habitat : le « bon », où les populations ont des taux de croissance positifs, et le « mauvais », où les populations ont des taux de croissance négatifs. Pour étudier la vitesse des invasions dans un habitat hétérogène, Shigesada et al. (1986) modélisent un espace de ce type, continu et en une dimension. Dans cet espace, les deux types d'habitat alternent et forment ainsi des blocs de taille fixe (Figure 11A). Ici, la structure spatiale est donc définie comme la longueur de ces blocs. Shigesada et al. (1986) mettent en évidence leur importance : il existe des longueurs limites, au-delà desquelles l'invasion est impossible. Dans un paysage discret comme celui que nous considérons, l'équivalent de ce type de paysage est une chaîne de « bons » patches d'habitat favorable, et de « mauvais » patches d'habitat moins favorable. La longueur des blocs correspond alors à un nombre de patches de même qualité (Figure 11B). Si



**Figure 11** Représentation schématique de la variation de qualité de l'habitat dans un espace continu en une dimension (en haut) et sa correspondance dans un espace discret en une dimension (en bas), où les patches verts correspondent à l'habitat favorable et les patches jaune à l'habitat défavorable. Les longueurs des blocs d'habitat favorable ( $L_1$ ) et défavorable ( $L_2$ ) correspondent à un nombre de patches dans le paysage discret. D'après Shigesada *et al.* (1986).

les mauvais patchs ont un habitat moins favorable, ils peuvent néanmoins accueillir une population, qui aura plus de chances de s'éteindre.

Dewhurst et Lutscher (2009) ont utilisé la structure d'environnement proposée par Shigesada et al. (1986), mais redéfinissent la longueur des blocs comme une mesure de la fragmentation du paysage. Dans leur système, un paysage peu fragmenté est formé de quelques grands blocs contigus d'habitat (favorable ou défavorable), tandis qu'un paysage très fragmenté sera composé d'une multitude de petits blocs. Cependant, les quantités totales de chaque type d'habitat restent inchangées. Cette définition est donc similaire à celle de (Fahrig 1997, 2003), qui distingue clairement la fragmentation de l'habitat (son morcellement dans le paysage) de la perte d'habitat (qui implique une diminution de sa quantité totale). Dans leur article, Dewhurst et Lutscher (2009) abordent notamment l'interaction entre la fragmentation et l'impact de l'effet Allee sur la dynamique des populations introduites. En l'absence d'effet Allee, la fragmentation augmente les risques qu'un individu introduit dans un bon habitat disperse vers un mauvais, alors que les individus dispersant au sein de grands blocs d'habitat favorable se déplacent entre les bons habitats. L'ajout d'un effet Allee rend la colonisation plus difficile, puisque les individus dispersants doivent alors dépasser un seuil de densité pour pouvoir persister. Dans les paysages peu fragmentés, la taille des blocs d'habitat défavorable est alors trop importante pour qu'un grand nombre d'individus parviennent à les traverser. Dans ce cas, la fragmentation de l'habitat devient donc favorable à la dispersion des individus dans le paysage.

A l'aide d'équations intégrro-différentielles (*integrodifference equations*), With (2002) a également étudié l'impact de la structure de paysages en deux dimensions sur la colonisation du paysage. Les paysages étudiés sont ici composés d'habitat perturbé d'une part propice aux espèces invasives, et d'habitat non perturbé, qui ne peut être colonisé. Elle met en évidence des seuils de quantité d'habitat perturbé au-delà desquels la colonisation de tout le

paysage devient possible. Le niveau de ces seuils dépend à la fois de la fragmentation de cet habitat et des capacités de dispersion des individus. Les mauvais dispersants ne parviennent pas à passer d'un fragment à l'autre, et parviennent donc mieux à disperser lorsque l'habitat perturbé est rassemblé. Les meilleurs dispersants quant à eux sont capables d'utiliser les fragments d'habitat comme des pierres de gué pour disperser à travers tout le paysage, alors que les espaces séparant les grands blocs dans les paysages peu fragmentés sont trop grands pour être traversés. Les résultats de cette étude sont congruents avec ceux de Dewhurst et Lutscher (2009), et suggèrent que la fragmentation de l'habitat favorable à l'espèce étudiée a un impact différent sur l'établissement local de la population et sur la propagation des individus à l'échelle du paysage. En utilisant simulations et expérimentations, nous avons cherché à tester l'impact de la fragmentation du paysage à ces deux niveaux.

#### Etude : Fragmentation, établissement et colonisation

Pour étudier l'impact de la fragmentation, nous avons utilisé les paysages unidimensionnels en espace discret présentés plus haut (Figure 10). Ces paysages alternent entre un bon et un mauvais patch pour le haut niveau de fragmentation, et trois bons et trois mauvais pour le bas niveau de fragmentation. Dans les deux cas, la quantité totale de chaque type de patchs est la même. Nous avons simulé des invasions dans ces deux types de paysages, pour différents taux de dispersion et différentes intensités de mortalité de dispersion ou d'effet Allee. Comme vu précédemment, ces deux mécanismes peuvent rendre la colonisation plus difficile. Le premier élimine simplement une fraction des individus durant la dispersion. Le deuxième empêche leur persistance une fois arrivés dans un patch vide s'ils sont trop peu nombreux (Keitt et al. 2001). Nous avons ensuite recréé les deux types de paysages en microcosme pour réaliser des invasions expérimentales, avec différents niveaux de mortalité



de dispersion. La mortalité était artificiellement manipulée en piégeant une partie des individus dispersants dans des impasses dans les corridors de dispersion.

Les résultats des simulations ont tout d'abord confirmé l'impact négatif d'un taux de dispersion élevé sur l'établissement lorsque l'effet Allee ou la mortalité de dispersion étaient forts, en cohérence avec les résultats présentés dans le chapitre III. Les invasions dans les deux types de paysages étaient aussi différentes par leur patron de colonisation. Dans les paysages peu fragmentés, les populations parvenaient très souvent à coloniser l'agrégat de bons patches dans lequel ils étaient introduits, mais avaient de grandes difficultés à coloniser les autres agrégats, trop éloignés. Dans les paysages très fragmentés, certaines invasions étaient circonscrites au site d'introduction. En revanche, lorsque les individus parvenaient à coloniser d'autres bons patches, ils parvenaient souvent à coloniser la totalité du paysage. Les résultats de l'expérience tendent à confirmer ceux des simulations. Dans la moitié des réplicats d'invasions dans les paysages fragmentés, les individus n'ont jamais occupé qu'un seul bon patch : le site d'introduction. Cependant, c'est aussi dans les paysages fragmentés que l'on a observé les seuls cas de colonisation des bons patches les plus éloignés. Ces résultats tendent à confirmer les simulations de With (2002), qui montraient que la fragmentation pouvait faciliter la dispersion. Les invasions dans les paysages peu fragmentés ont quant à elles généralement uniquement colonisé les bons patches adjacents au site d'introduction. Ce résultat fait écho à celui de Dewhurst et Lutscher (2009), qui ont montré que la distance entre les blocs de bon habitat peuvent empêcher la colonisation lorsque la dispersion est difficile. Finalement, ces résultats mettent en lumière l'importance de la distribution spatiale des patches de qualité différente sur le devenir d'une invasion. Si la fragmentation peut diminuer les chances d'établissement local de la population introduite, elle peut en revanche favoriser la colonisation du reste du paysage.



**Article 4 : Clustered or scattered? The impact of habitat fragmentation on  
the establishment and early spread of an introduced population**

Morel-Journel, T., M. Hautier, E. Vercken and L. Mailleret. *En cours d'évaluation  
pour Proc. R. Soc. B*

1 Clustered or scattered? The impact of habitat fragmentation on the establishment and early  
2 spread of an introduced population.

3  
4 Thibaut Morel-Journal<sup>1,2,3</sup>\*, Maud Hautier<sup>1,2,3</sup>, Elodie Vercken<sup>1,2,3</sup>, Ludovic Mailleret<sup>1,2,3,4</sup>

5  
6 <sup>1</sup> INRA, UMR 1355 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France.

7 <sup>2</sup> UNS, UMR 7254 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France

8 <sup>3</sup> CNRS, UMR 7254 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France

9 <sup>4</sup> INRIA, Biocore, 06902 Sophia Antipolis, France

10  
11 \*Corresponding (email: [thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr](mailto:thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr))

## ABSTRACT

Habitat quality is a major predictor of establishment success for an introduced species. Yet, introduction areas are usually landscapes, i.e. heterogeneous sets of habitats that are more or less favourable to the introduced species. As individuals are likely to disperse as soon as they are introduced, the quality of the habitat surrounding the introduction site is as critical to the persistence of introduced populations as the quality of the introduction site itself. Moreover, demographic mechanisms such as Allee effects or dispersal mortality can also hamper dispersal and affect spread across the landscape, in interaction with the spatial distribution of favourable habitat patches. We investigated the impact of fragmentation, defined as the breaking apart of habitat without habitat loss, on establishment in a spatially structured environment. First, we simulated introductions in one-dimensional landscapes for different dispersal rates and either dispersal mortality or Allee effects. The landscapes differed by the fragmentation of favourable habitats, which were either “clustered” into few large aggregates or “scattered” into multiple smaller ones. Second, we tested the simulations predictions by performing experimental introductions of hymenopteran parasitoids (*Trichogramma chilonis*) in laboratory microcosms for different levels of dispersal mortality. Our results point out that fragmentation decreases establishment by preventing the formation of metapopulations. However, fragmentation also promotes spread by reducing the distance between high quality habitat aggregates.

31    **KEYWORDS**

32    establishment; fragmentation; invasion; microcosm; numerical simulation; population

33    experiment

## INTRODUCTION

Establishment is a crucial phase of biological invasions, which determines whether the introduced populations turn into self-sustaining colonies likely to spread or go extinct [1]. The match between introduced species characteristics and the environmental conditions they experience in their new habitat is a major predictor of establishment success [2, 3]. Yet, the environment encountered by the introduced individuals is usually not homogeneously favourable or unfavourable. The introduction area is rather a heterogeneous landscape comprising numerous habitat patches that are more or less proper to colonisation [4]. A review of theoretical and empirical studies by Melbourne et al. [5] suggests that heterogeneity in habitat quality can promote establishment. However, the way favourable habitat patches are spatially distributed also has to be taken into account [6]. In this study, we specifically considered the impact of habitat fragmentation on the early steps of invasion.

The term “fragmentation” is widely used, to convey different meanings depending on the context [7]. In this study, we define fragmentation as the scattering of favourable habitat patches across the landscape, without habitat loss. It therefore describes the spatial structure of habitat at the landscape level [8, 9], and measures whether a given amount of habitat is broken apart or clumped into larger clusters [7, 8]. By affecting the spatial distribution of habitat patches, fragmentation affects the way individuals disperse across the landscape [10, 11]. In a context of invasion however, dispersal is not sufficient to ensure invasive spread. Some demographic mechanisms, such as dispersal mortality or Allee effects [12, 13] can lead to colonisation failures even when there is dispersal, but the number of migrants is too small. Indeed, the first eliminates dispersing individuals, while the second prevents them from persisting after dispersal if they are not enough [14]. Such mechanisms add a cost to dispersal which can make colonisation across unfavourable habitat more difficult [15].

Fragmentation can impact introduced population initial establishment as well as the



subsequent colonisation of other patches in the landscape [6, 9, 15]. Introduced populations usually suffer from high extinction risks due to their small initial size [16], and additional emigration from these populations will tend to slow down their growth, thus increasing this risk further [17, 18]. If the introduction site is an isolated patch of favourable habitat, dispersing individuals will likely end up in unfavourable habitat and be unable to form a sustainable population. This is what is called source-sink dynamics [19, 20]. In a less fragmented landscape, the introduction site is more likely to be in a large cluster of favourable habitat patches. Dispersing individuals should thus more easily colonise other patches and form metapopulations, which are more resilient [21, 22].

On the long run however, fragmentation can promote spread. By scattering favourable habitat patches across the landscape, it reduces their isolation from one another [9, 23]. Depending on the intensity of the costs associated with dispersal, the distance between few large clusters of favourable habitat patches can be too large for individuals to spread across the landscape [15]. By breaking these few clusters into numerous smaller ones, fragmentation thus eases the colonisation of patches outside of the initial cluster of introduction [9].

The impact of landscape fragmentation on the establishment and spread of introduced populations was investigated using simulations and experiments. First, we developed a simple model describing a biological invasion in a spatially explicit context. It has been used to simulate invasions in a highly fragmented landscape (“scattered”) and a less fragmented one (“clustered”), for different values of individual dispersal, combined with either dispersal mortality or Allee effects. Second, we monitored artificial introductions of the hymenopteran parasitoid *Trichogramma chilonis* in one-dimensional discrete experimental landscapes with two levels of fragmentation and dispersal mortality. Our results suggest that, while fragmentation decreases establishment during the first generations after introduction, it ultimately enhances the spread of the introduced populations which did not go extinct.

## MATERIAL AND METHODS

### Model

The model used here is adapted from Morel-Journel et al. [24] and describes the dynamics of a population in a one-dimensional stepping-stone landscape  $W$ .

$$N_{i,t+1} = f \left( \sum_{j \in W} M(i, j) N_{j,t} \right), \quad (1)$$

with  $N_{i,t}$  the population size at generation  $t$  and location  $i$  in the landscape  $W$ . The value of  $N_{i,t}$  is systematically truncated to the nearest integer and the population is considered extinct for  $N_{i,t} < 1$ . This model comprises two successive phases: (i) a dispersal phase associated with the migration kernel  $M(i, j)$  describing the probability that an individual migrates from locations  $j$  to  $i$  and (ii) a growth phase, with  $f(\cdot)$  a function describing the growth of the population at location  $i$  after dispersal.

At each generation, individuals have the opportunity to disperse to a neighbouring patch. The probability that an individual disperses from patch  $j$  to patch  $i$  thus depends on their distance:

$$M(i, j) = \begin{cases} 1 - 2d_{j,t}, & |j - i| = 0 \\ (1 - m)d_{j,t}, & |j - i| = 1 \\ 0, & |j - i| > 1 \end{cases} \quad (2)$$

where  $d_{j,t}$  is the probability that an individual disperses to one of the neighbouring patches and  $m$  accounts for dispersal mortality. The growth phase is described by a Ricker model including an Allee effect [25, 26]:

$$f(x) = x e^{r \left( 1 - \frac{x}{K} \right) \left( 1 - \frac{A}{x} \right)} \quad (3)$$

when  $x \geq 1$  and  $f(0) = 0$ . Here  $r$  is the per capita growth rate and  $A$  is the Allee threshold. There is no Allee effect when  $A = 0$ , a weak Allee effect when  $0 < A < 1$  and a strong Allee effect when  $A > 1$ . We added a normally distributed noise  $\varepsilon$  to the deterministic growth rate in

(3) to take demographic and environmental stochasticities into account [27]:

$$f(x) = x e^{r\left(1-\frac{x}{K}\right)\left(1-\frac{A}{x}\right)+\varepsilon}, \quad \varepsilon \sim N\left(0, \sigma_e^2 + \sigma_d^2/x\right). \quad (4)$$

$\sigma_e^2$  and  $\sigma_d^2/x$  correspond to variability in the population growth rate respectively caused by environmental and demographic stochasticity. As demographic stochasticity stemmed from the variability in individual fitness, its effect on the population growth rate was averaged over the whole population: if the variance in individual fitness from one individual to the other was  $\sigma_d^2$ , the resulting variance at the population scale was  $\sigma_d^2/x$ .

### *Simulations*

This model was used to simulate introductions in linear discrete landscapes and follow the invasion during 10 generations, for different values of dispersal rate ( $d_{j,t}$  varying between 0 and 0.4) and a mechanism adding a cost to dispersal : either an Allee effect ( $A$  varying between 0 and 10) or dispersal mortality ( $m$  varying between 0 and 1). Because the model is stochastic, each combination of parameters was simulated 1000 times for  $r = 1$ ,  $\sigma_e^2 = 0.1$  and  $\sigma_d^2 = 0.1$ . The landscapes comprised two kinds of patches: the “good” ones with a large carrying capacity ( $K = 300$ ) and the “bad” ones with a small carrying capacity ( $K = 60$ ). Similarly to Shigesada et al. [28] and Dewhurst and Lutscher [15], the same number of patches (five good and six bad) was arranged in a regular pattern along the spatial axis. The “scattered” landscape alternated one good and one bad patch, while the “clustered” landscape alternated three good and three bad patches (Figure 1A, B). The number of good patches colonised after ten generations was computed to identify different invasion patterns for different combinations of parameter values and landscape fragmentation.

### *Experiment*

We performed experimental introductions of minute wasps *Trichogramma chilonis*

(*Hymenoptera: Trichogrammatidae*) in artificial landscapes and monitored their spatiotemporal dynamics over ten generations. Those landscapes were a linear chain of eleven patches according to a one-dimensional stepping stone model similar to the one studied in the model. Each patch was a transparent tube (height: 100 mm, diameter: 50 mm) connected to two neighbouring patches by transparent plastic pipes (diameter: 5 mm). At each generation, each local population was provided with either approx. 450 eggs (for the “good” patches) or approx 90 eggs (for the “bad” patches) of the Mediterranean flour moth *Ephestia kuehniella* (*Lepidoptera: Pyralidae*) for the wasps to parasitise. The *E. kuehniella* eggs used during the experiment were irradiated earlier, preventing larvae from emerging while still allowing the development of parasitoids. Temperature and light conditions were maintained constant, with 16-hours daylight (25°C) / 8-hours dark (20°C) cycle, and 70% humidity.

We set up a 2 x 3 factorial design, with two landscapes structures and three levels of dispersal mortality. As for the simulations, the scattered landscape pattern alternated one good and one bad patch, while the clustered landscape alternated three good and three bad patches (Figure 1). As it is simpler to modify individuals’ dispersal rather than their fecundity, we chose to manipulate this parameter rather than Allee effects. Dispersal mortality was controlled by adding an optional dead-end exit to the pipes connecting adjacent patches. Two adjacent patches were thus connected with either (i) two regular pipes for low dispersal mortality, (ii) one regular and one pipe with a dead-end exit for medium dispersal mortality, (iii) two pipes with dead-end exits for high dispersal mortality (Figure 1C, D, E). All the landscape x dispersal mortality combinations were replicated in twelve experimental blocks, for a total of 72 experimental introductions monitored. Each generation lasted 9 days and included two days of adult life, during which parasitoids could mate, lay eggs and disperse across the landscape. The adult phase was stopped by removing the adults from the experiment. Parasitoid larvae would then develop within *E. kuehniella* eggs, which would



eventually turn dark because of the chitinisation of the parasitoid pupae [29]. Parasitised eggs were counted on photograph with the ImageJ software [30] and their number was considered a reliable proxy of the number of adults in the next generation. Data obtained through the monitoring of parasitised eggs counts were subsequently analysed with the R software [31].

## *Data analysis*

To characterise population dynamics, we considered global and local extinction rates. The global extinction rate was defined by the proportion of replicates for which all populations were extinct at the end of the experiment. The local extinction rate was computed as the proportion of patches successfully colonised that went extinct at least once within a landscape during the experiment. Both extinction rates were analysed with a binomial generalised linear mixed model, with the experimental block as a random effect, and landscape fragmentation and dispersal mortality as fixed effects. The best model among all candidates was selected using lowest AIC<sub>C</sub> (Supplementary material 1). When several models were equivalent ( $\Delta\text{AIC}_C < 2$ ), model averaging was used over these models to estimate the impact of the factors [32]. Differences between the local extinction rates of the good and bad patches were also tested using a paired Wilcoxon test.

We characterised the five good patches in three categories according to their distance from the introduction site: (i) the introduction site itself, (ii) the two good patches closest to the introduction site, which we call the neighbourhood of the introduction site and (iii) the two good patches furthest from the introduction site, which we call the rest of the landscape. We computed the local and global occupancy rates, i.e. the proportion of replicates in which at least one patch in the neighbourhood of the introduction site or the rest of the landscape were colonised respectively. The local occupancy rate was analysed with a binomial general linear mixed model, the experimental block as a random effect, and landscape fragmentation



and dispersal mortality as fixed effects. The best model among all candidates was selected using lowest  $AIC_C$  (Supplementary material 1). When several models were equivalent ( $\Delta AIC_C < 2$ ), model averaging was used over these models to estimate the impact of the factors. As there were few colonisations of good patches in the rest of the landscape, the relationship between the global occupancy rate and dispersal mortality and landscape fragmentation was analysed with Fisher's exact tests.

## RESULTS

### *Simulations*

Outputs from both types of simulations exhibited similar colonisation patterns, regardless of the mechanism at the origin of dispersal costs. Most simulated invasions managed to persist after ten generations regardless of the fragmentation level, except in cases where both dispersal rate and dispersal mortality were high (Figure 2). When the introduced population managed to persist, the mean number of good patches colonised tended to increase with dispersal rate and to decrease with dispersal mortality. However, while this variation was rather gradual in scattered landscape, simulated invasions in clustered landscapes only colonised three good patches, corresponding to the high quality cluster surrounding the introduction site, for a wide range of parameter values (Figure 2A). Therefore, there were parameter combinations for which invasions in scattered landscapes only colonised the introduction site while those in clustered landscape managed to colonise the three patches of their local cluster. Conversely there were also parameter combinations for which invasions in scattered landscapes colonised all five good patches in the landscape, while those in clustered landscape were confined to their local three patches cluster. The outcomes of simulations with

Allee effects were similar to those with dispersal mortality. For a large range of parameter values, invasions in clustered landscapes colonised their local cluster (Figure 3A), while invasions in scattered landscapes colonised either only the introduction site or the whole landscape (Figure 3B).

## *Experiment*

Overall, the experimental factors had no impact on extinction. Global extinction was not affected by fragmentation ( $p = 0.350$ ) and only marginally increased by dispersal mortality ( $p = 0.070$ ). Similarly, we did not detect any effect of dispersal mortality ( $p = 0.553$ ) or landscape fragmentation (not conserved in the model averaging) on local extinction. However, we did evidence in the extinction rates of patches depending on their quality. Indeed, the bad patches had a significantly higher extinction rate than the good ones ( $v = 706.5$ ,  $p < 0.001$ ). The colonisation pattern corresponded to the one observed in the simulations. Scattered landscapes were characterized by a lower local occupancy rate ( $z = -3.638$ ,  $p < 0.001$ ), indicating that the good patches closest to the introduction site were more often colonised in the clustered landscapes. However, scattered landscapes also had a global occupancy rate ( $p = 0.025$ ), and we did not observe any colonisation of the good patches furthest from the introduction site in clustered landscapes (Figure 4). Finally, we detected a negative impact of dispersal mortality on local occupancy ( $z = -2.243$ ,  $p = 0.025$ ), but not on global occupancy ( $p = 0.865$ ).

## **DISCUSSION**

### *Impact of landscape fragmentation on spread*

Fragmentation, i.e. the scattering of a constant amount of favourable habitat across the landscape, had mainly two consequences for introduced populations: faster spread and higher extinction risks. Simulations highlighted these two impacts, depending on the costs associated with dispersal. On the one hand, for high dispersal rates and/or low dispersal costs, fragmentation facilitated spread by reducing the maximal distance between good habitat patches. Those results concur with earlier theoretical work on the positive effect of fragmentation on invasive spread [7, 11]. Similar positive effects of habitat fragmentation are also observed in a conservation context, as an aspect of the SLOSS (Single Large or Several Small) problem [33, 34]. Indeed, whether it is for reintroduction purposes or for the management of fragile populations, landscape fragmentation can for example provide stepping stones, which increase connectivity within a landscape [35, 36], the same way that fragmentation enhances spread during invasion.

On the other hand, for low dispersal rates and/or high dispersal costs, fragmentation increased extinction by preventing secondary colonisations and the formation of metapopulations within the landscape. When dispersal was difficult, populations introduced in clustered landscapes still managed to colonise the good patches neighbouring the introduction site. Therefore, they benefited from positive metapopulation effects, such as the buffering of environmental stochasticity [37], rescue effects [38] or recolonisation [21, 39]. Conversely, populations introduced in scattered landscapes remained isolated, while still sending dispersing individuals to the bad patches acting as sinks, and thus increasing extinction risks.

The experimental results were consistent with the simulations. Invasions in clustered landscapes consistently colonised the introduction site and the neighbouring good patches, while invasions in scattered landscapes often ended either in establishment failure, or in a colonisation of the whole landscape. However, unlike during the simulations, we did not observe an impact of dispersal mortality in the experiment. The different modalities were

likely not different enough to significantly impact the dispersal rate, which was already low even without dispersal mortality.

### *The scale of fragmentation*

To actually affect the invasion process, the scale of fragmentation, i.e. the distance between clusters of good patches, had to be in the same order of magnitude as the dispersal capabilities of individuals [9, 11, 15]. In our simulations, individual dispersal was restrained to the neighbouring patches. Moreover, in a similar experimental system, Morel-Journel et al. [24] observed that dispersal mostly occurred between adjacent patches. Similarly, we only witnessed colonisations of patches directly adjacent to already colonised ones during the experiment. Because of this limited dispersal distance, individuals could not avoid the bad patches altogether. Yet, they were still able to get through and colonise other good patches across the landscape. Depending on the species considered, the same landscape could appear as rather clustered or scattered. For instance, there would not have been difference in the two fragmentation levels for species able to disperse over longer distances, who would have easily colonised all patches in both cases [9]. Therefore, the fragmentation level should only be considered relative to individual dispersal capabilities [15]. Moreover, limited dispersal also maintained high levels of independence between population dynamics within the local populations forming the metapopulations. Stronger dispersal fluxes would have led to increased synchronisation of the local dynamics of the subpopulations, and the whole metapopulation would have acted as a single structured population [40, 41].

### *The role of the bad patches in spread failure*

The populations in the bad patches played a crucial role in hampering spread. First, they were more likely to go extinct, as shown by the number of local extinctions in the



experiment. Unlike the initial work of Shigesada et al. [28] on the spread of population in heterogeneous landscapes and the subsequent studies [e.g. 15, 42, 43], patch quality did not affect the growth rate but the carrying capacity. Therefore, bad patches did harbour populations, but smaller ones, more likely to stochastically go extinct [44, 45]. Indeed, a logistic regression over patch extinction events during the experiment shows a negative correlation between population size and extinction probability ( $z = -6.913$ ,  $p < 0.0001$ ). Second, the small populations in the bad patches had fewer chances of colonising other patches. Because dispersal events are discrete and stochastic, the probability that no individual disperses is significant when the number of potential dispersers or the dispersal rate are low [24]. Therefore, smaller populations which produced fewer dispersing individuals had thus fewer chances of colonising.

Moreover, colonisation was also reduced by two mechanisms partially preventing colonisation despite not impacting the same processes: dispersal mortality and Allee effects. Dispersal mortality eliminated individuals during the dispersal phase, thus decreasing further the chances of attaining or colonising empty patches. Allee effects prevented their reproduction once they had arrived in an empty patch if they were too few. Therefore, these two mechanisms also penalised the populations producing the dispersing individuals, which could not contribute to the population growth [17]. This effect was especially important for the introduced populations which were still small in the first generations and thus more prone to extinction. Thus, they mainly had an impact in the simulations during the first generations, and caused invasion failures for high dispersal rates. The impact of Allee effects on invasion patterns has been thoroughly explored recently [e.g. 46, 47, 48]. Yet, these results suggest that other demographic mechanisms could also underpin the same type of patterns.

## *Conclusion*



307         Despite a rather substantial theoretical input, the impact of landscape fragmentation  
308     *per se* on establishment and invasive spread is seldom tested experimentally. Our results  
309     confirm that fragmentation can have a strong impact on the establishment and spread of  
310     introduced populations. While scattering the resource across the landscape can negatively  
311     impact establishment, it can also promote spread, depending on the costs associated with  
312     dispersal, because of mechanisms such as Allee effects or dispersal mortality. Considering the  
313     spatial distribution of favourable habitat across the introduction area is therefore essential to  
314     assess establishment and spread probabilities after introductions.

315 **ACKNOWLEDGEMENTS**

316       The authors would like to thank Alexandra Auguste, Bastien Quaglietti and Camille  
317       Piponiot for their technical help. We gratefully acknowledge the support of the Department  
318       Santé des Plantes et Environnement from the INRA. This work is a part of the PhD thesis of  
319       TMJ, funded by University of Nice Sophia Antipolis. The funders had no role in study design,  
320       data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

321

322

323 **DATA ACCESSIBILITY**

324       All data will be deposited on Dryad upon acceptance.

## REFERENCES

- [1] Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarosik, V., Wilson, J.R.U. & Richardson, D.M. 2011 A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **26**, 333-339. (doi:10.1016/j.tree.2011.03.023).
- [2] Shea, K. & Chesson, P. 2002 Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 170-176. (doi:10.1016/s0169-5347(02)02495-3).
- [3] Moles, A.T., Gruber, M.A.M. & Bonser, S.P. 2008 A new framework for predicting invasive plant species. *Journal of Ecology* **96**, 13-17. (doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01332.x).
- [4] Turner, M.G., Gardner, R.H. & O'Neill, R.V. 2001 *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*, Springer Verlag.
- [5] Melbourne, B.A., Cornell, H.V., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A.L., Hall, R.J., Harrison, S., Hastings, A., Holland, M., et al. 2007 Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters* **10**, 77-94. (doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00987.x).
- [6] Schreiber, S.J. & Lloyd-Smith, J.O. 2009 Invasion Dynamics in Spatially Heterogeneous Environments. *American Naturalist* **174**, 490-505. (doi:10.1086/605405).
- [7] Fahrig, L. 2003 Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **34**, 487-515. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419).
- [8] McGarigal, K. & Cushman, S.A. 2002 Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* **12**, 335-345. (doi:10.2307/3060945).
- [9] With, K.A. 2002 The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* **16**, 1192-1203. (doi:10.1046/j.1523-1739.2002.01064.x).
- [10] Goodwin, B.J. & Fahrig, L. 2002 How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* **99**, 552-570. (doi:10.1034/j.1600-0706.2002.11824.x).
- [11] With, K.A. & King, A.W. 1999 Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds. *Landsc. Ecol.* **14**, 73-82. (doi:10.1023/a:1008030215600).
- [12] Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., Park, T. & Schmidt, K.P. 1949 *Principles of animal ecology*. Philadelphia, Saunders Co.
- [13] Courchamp, F., Gascoigne, J. & Berec, L. 2008 *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford, Oxford University Press.
- [14] Keitt, T.H., Lewis, M.A. & Holt, R.D. 2001 Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *American Naturalist* **157**, 203-216. (doi:10.1086/318633).
- [15] Dewhurst, S. & Lutscher, F. 2009 Dispersal in heterogeneous habitats: thresholds, spatial scales, and approximate rates of spread. *Ecology* **90**, 1338-1345. (doi:10.1890/08-0115.1).
- [16] Simberloff, D. 2009 The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. In *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* pp. 81-102.
- [17] Kean, J.M. & Barlow, N.D. 2000 Effects of dispersal on local population increase. *Ecology Letters* **3**, 479-482. (doi:10.1111/j.1461-0248.2000.00183.x).
- [18] Parlato, E.H. & Armstrong, D.P. 2013 Predicting post-release establishment using data from multiple reintroductions. *Biological Conservation* **160**, 97-104. (doi:10.1016/j.biocon.2013.01.013).
- [19] Pulliam, H.R. 1988 Sources, Sinks, and Population Regulation. *American Naturalist* **132**, 652-661. (doi:10.1086/284880).

373 [20] Pulliam, H.R. & Danielson, B.J. 1991 Sources, Sinks, and Habitat Selection - a  
374 Landscape Perspective on Population Dynamics. *American Naturalist* **137**, S50-S66.  
375 (doi:10.1086/285139).

376 [21] Hanski, I. & Gilpin, M. 1991 Metapopulation Dynamics : Brief History and Conceptual  
377 Domain. *Biol. J. Linnean Soc.* **42**, 3-16. (doi:10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x).

378 [22] Hanski, I. & Gaggiotti, O.E. 2004 Ecology, genetics, and evolution of metapopulations.  
379 San Diego, Academic Press.

380 [23] Roques, L. & Chekroun, M.D. 2010 Does reaction-diffusion support the duality of  
381 fragmentation effect? *Ecol. Complex.* **7**, 100-106. (doi:10.1016/j.ecocom.2009.07.003).

382 [24] Morel-Journel, T., Girod, P., Mailleret, L., Auguste, A., Blin, A. & Vercken, E. 2015 The  
383 highs and lows of dispersal: how connectivity and initial population size jointly shape  
384 establishment dynamics in discrete landscapes. *Oikos*, n/a-n/a. (doi:10.1111/oik.02718).

385 [25] Courchamp, F., Grenfell, B. & Clutton-Brock, T. 1999 Population dynamics of obligate  
386 cooperators. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **266**, 557-563.

387 [26] Brassil, C.E. 2001 Mean time to extinction of a metapopulation with an Allee effect.  
388 *Ecological Modelling* **143**, 9-16. (doi:10.1016/s0304-3800(01)00351-9).

389 [27] Lande, R., Engen, S. & Sæther, B.-E. 2003 Stochastic population dynamics in ecology  
390 and conservation, Oxford University Press.

391 [28] Shigesada, N., Kawasaki, K. & Teramoto, E. 1986 Traveling Periodic-Waves In  
392 Heterogeneous Environments. *Theoretical Population Biology* **30**, 143-160.  
393 (doi:10.1016/0040-5809(86)90029-8).

394 [29] Reay-Jones, F.P.F., RoCHAT, J., Goebel, R. & Tabone, E. 2006 Functional response of  
395 *Trichogramma chilonis* to *Galleria mellonella* and *Chilo sacchariphagus* eggs. *Entomol Exp*  
396 *Appl* **118**, 229-236. (doi:10.1111/j.1570-7458.2006.00380.x).

397 [30] Rasband, W.S. 1997-2015 ImageJ. (Bethesda, Maryland, USA, National Institutes of  
398 Health).

399 [31] R Development Core Team. 2015 R: A language and environment for statistical  
400 computing. (Vienna, Austria, R Foundation for Statistical Computing).

401 [32] Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. & Jamieson, I.G. 2011 Multimodel inference in  
402 ecology and evolution: challenges and solutions. *J Evolution Biol* **24**, 699-711.  
403 (doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x).

404 [33] Baz, A. & GarciaBoyer, A. 1996 The SLOSS dilemma: A butterfly case study.  
405 *Biodivers. Conserv.* **5**, 493-502. (doi:10.1007/bf00056393).

406 [34] Gavish, Y., Ziv, Y. & Rosenzweig, M.L. 2012 Decoupling Fragmentation from Habitat  
407 Loss for Spiders in Patchy Agricultural Landscapes. *Conservation Biology* **26**, 150-159.  
408 (doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01799.x).

409 [35] Saura, S., Bodin, O. & Fortin, M.J. 2014 Stepping stones are crucial for species' long-  
410 distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology*  
411 **51**, 171-182. (doi:10.1111/1365-2664.12179).

412 [36] Schippers, P., Grashof-Bokdam, C.J., Verboom, J., Baveco, J.M., Jochem, R., Meeuwsen,  
413 H.A.M. & Van Adrichem, M.H.C. 2009 Sacrificing patches for linear habitat elements  
414 enhances metapopulation performance of woodland birds in fragmented landscapes. *Landsc.*  
415 *Ecol.* **24**, 1123-1133. (doi:10.1007/s10980-008-9313-9).

416 [37] Hanski, I. 1991 Single-Species Metapopulation Dynamics - Concepts, Models and  
417 Observations. *Biol. J. Linnean Soc.* **42**, 17-38. (doi:10.1111/j.1095-8312.1991.tb00549.x).

418 [38] Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1977 Turnover Rates in Insular Biogeography - Effect  
419 of Immigration on Extinction. *Ecology* **58**, 445-449. (doi:10.2307/1935620).

420 [39] Gurney, W.S.C. & Nisbet, R.M. 1978 Single-Species Population Fluctuations in Patchy  
421 Environments. *American Naturalist* **112**, 1075-1090. (doi:10.1086/283347).

422 [40] Hanski, I. & Woiwod, I.P. 1993 Spatial Synchrony in The Dynamics of Moth And Aphid



423 Populations. *Journal of Animal Ecology* **62**, 656-668. (doi:10.2307/5386).

424 [41] Molofsky, J. & Ferdy, J.B. 2005 Extinction dynamics in experimental metapopulations.  
 425 *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**, 3726-  
 426 3731. (doi:10.1073/pnas.0404576102).

427 [42] Lutscher, F., Lewis, M.A. & McCauley, E. 2006 Effects of heterogeneity on spread and  
 428 persistence in rivers. *Bulletin of Mathematical Biology* **68**, 2129-2160. (doi:10.1007/s11538-  
 429 006-9100-1).

430 [43] Kawasaki, K., Asano, K. & Shigesada, N. 2012 Impact of Directed Movement on  
 431 Invasive Spread in Periodic Patchy Environments. *Bulletin of Mathematical Biology* **74**,  
 432 1448-1467. (doi:10.1007/s11538-011-9714-9).

433 [44] Lande, R. 1993 Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental  
 434 Stochasticity and Random Catastrophes. *American Naturalist* **142**, 911-927.  
 435 (doi:10.1086/285580).

436 [45] Richter-Dyn, N. & Goel, N.S. 1972 On the extinction of a colonizing species. *Theoretical*  
 437 *Population Biology* **3**, 406-433. (doi:10.1016/0040-5809(72)90014-7).

438 [46] Johnson, D.M., Liebhold, A.M., Tobin, P.C. & Bjornstad, O.N. 2006 Allee effects and  
 439 pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature* **444**, 361-363. (doi:10.1038/nature05242).

440 [47] Tobin, P.C., Berec, L. & Liebhold, A.M. 2011 Exploiting Allee effects for managing  
 441 biological invasions. *Ecology Letters* **14**, 615-624. (doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01614.x).

442 [48] Vercken, E., Kramer, A.M., Tobin, P.C. & Drake, J.M. 2011 Critical patch size generated  
 443 by Allee effect in gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.). *Ecology Letters* **14**, 179-186.  
 444 (doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01569.x).



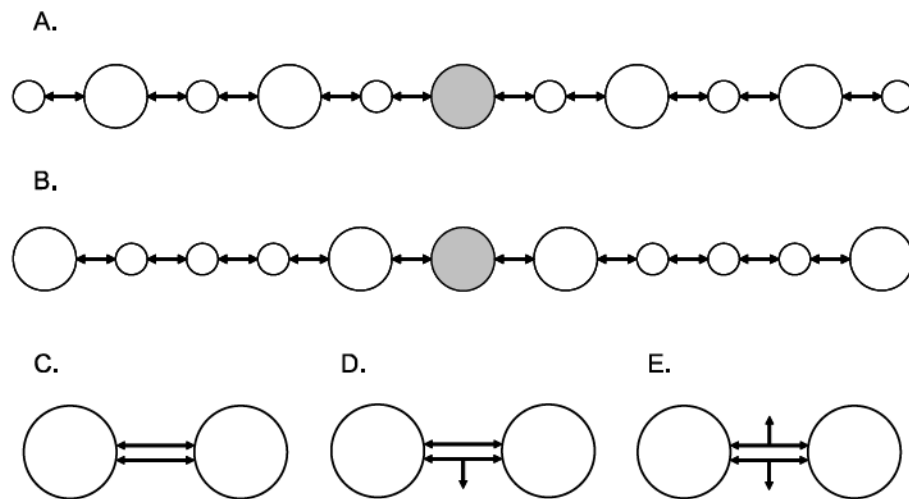
## FIGURE LEGENDS

**Figure 1:** Schematic representation of the scattered landscape (A) and the clustered landscape (B), centred on the introduction site (grey circle). The large circles represent the “good” patches and the small circle the “bad” patches. The arrows represent the dispersal paths between patches.

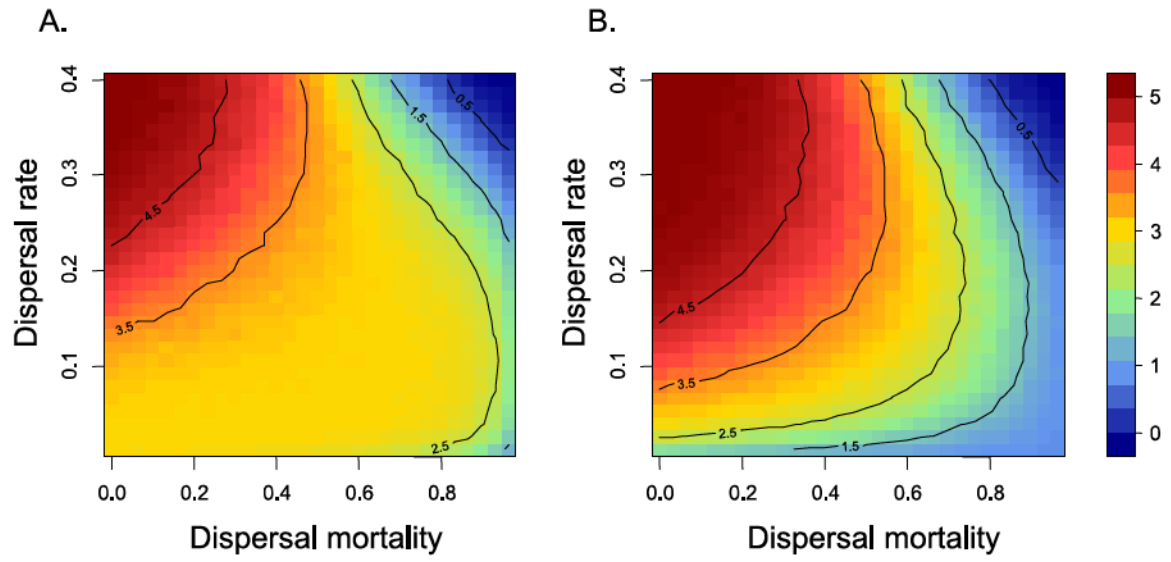
**Figure 2:** Mean number of colonised “good” patches, from 0 (dark blue) to 5 (dark red), ten generations after introduction over 1000 simulations as a function of initial population size, for different dispersal rates and dispersal mortality levels, in clustered (A) and scattered landscape (B).

**Figure 3:** Mean number of colonised “good” patches, from 0 (dark blue) to 5 (dark red), ten generations after introduction over 1000 simulations as a function of initial population size, for different dispersal rates and Allee thresholds, in clustered (A) and scattered landscape (B).

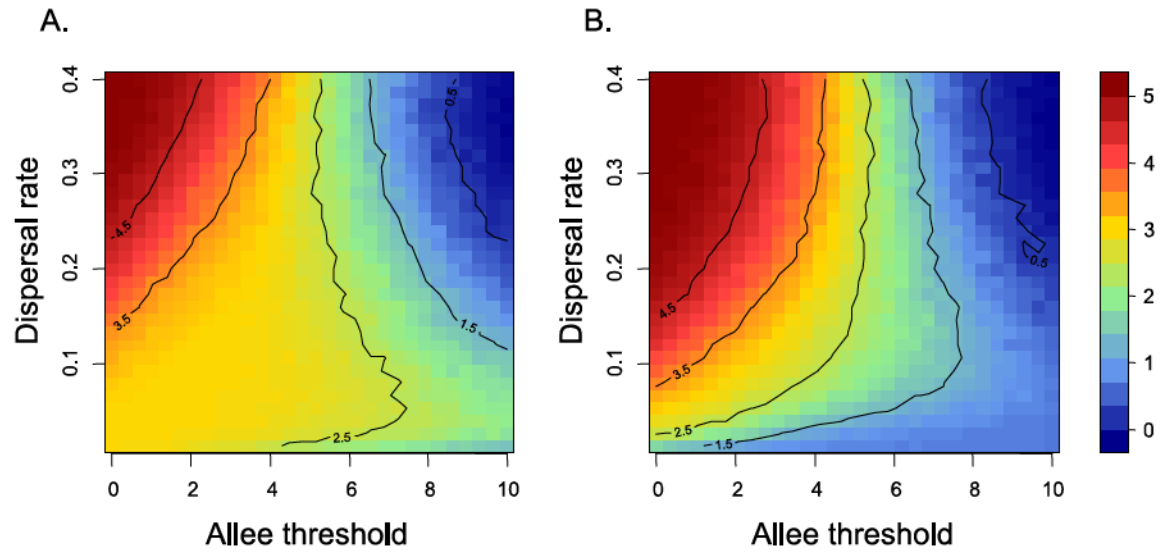
**Figure 4:** Maximum number of good patches colonised during the experiment, in the clustered landscape (dark bars) and the scattered landscape (light bars).



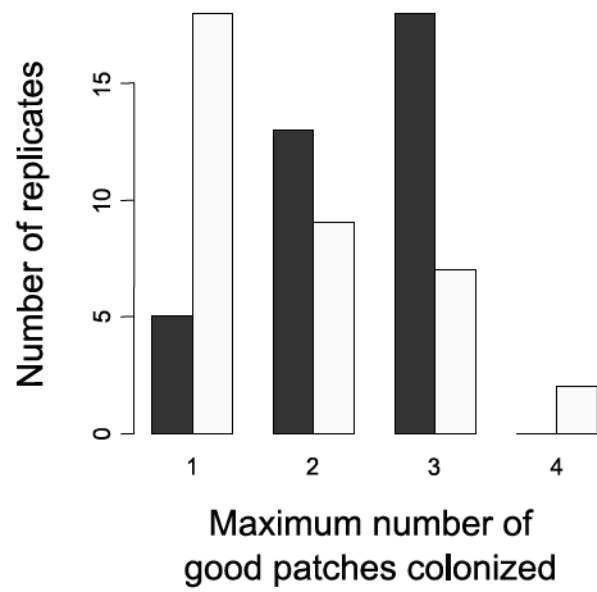
**Figure 1:** Schematic representation of the scattered landscape (A) and the clustered landscape (B), centred on the introduction site (grey circle). The large circles represent the “good” patches and the small circle the “bad” patches. The arrows represent the dispersal paths between patches.



**Figure 2:** Mean number of colonised “good” patches, from 0 (dark blue) to 5 (dark red), ten generations after introduction over 1000 simulations as a function of initial population size, for different dispersal rates and dispersal mortality levels, in clustered (A) and scattered landscape (B).



**Figure 3:** Mean number of colonised “good” patches, from 0 (dark blue) to 5 (dark red), ten generations after introduction over 1000 simulations as a function of initial population size, for different dispersal rates and Allee thresholds, in clustered (A) and scattered landscape (B).



**Figure 4:** Maximum number of good patches colonised during the experiment, in the clustered landscape (dark bars) and the scattered landscape (light bars).



## VI. IMITATION OF LIFE

Les trois chapitres précédents présentent différentes études réalisées pour étudier l'impact de la structure spatiale de l'aire d'introduction sur l'établissement des populations introduites. Dans chaque cas, notre approche comprenait une partie expérimentale pour tester les prédictions théoriques tirées de la modélisation. Étonnamment, l'expérimentation reste rare en comparaison de la théorie existante en biologie de l'invasion (voir par exemple Hastings et al. 2005, Melbourne et al. 2007, Gurevitch et al. 2011 pour des reviews). Une explication possible est la difficulté que représentent les introductions expérimentales *in natura*, non seulement pour des raisons éthiques, mais aussi techniques. L'alternative que nous avons utilisée dans cette thèse est l'expérimentation en microcosme. Dans ce chapitre, nous présentons ses avantages et inconvénients comme alternative pour le test d'hypothèses en biologie de l'invasion, à travers une revue de la bibliographie.

Nous avons recherché l'ensemble des articles présentant des expériences dans lesquelles des individus sont introduits en microcosme, ou tout autre milieu contrôlé et simplifié. Nous avons donc par exemple également considéré des systèmes expérimentaux tels que les mésocosmes, les chemostats, les populations de laboratoire ou les cages expérimentales. Ils ont en commun d'être aisément répliquables, et leur niveau de stochasticité est en partie contrôlable. Leur modularité permet de contrôler précisément les différences entre les modalités expérimentales testées. Enfin, ils permettent un suivi plus aisé des populations introduites que dans la nature, en particulier durant la période de latence suivant l'introduction, où elle sont difficiles à détecter (Hayes et al. 2005, Olson et al. 2012). Les microcosmes permettent donc à la fois de moduler l'environnement pour l'adapter à la question posée, mais également de faciliter le suivi des populations introduites. Cependant, si son utilisation est pertinente pour le test expérimental de prédictions bien définies, il n'est en

revanche pas adapté pour tenir compte de la complexité d'un environnement naturel. Son utilisation doit donc se faire en complément des observations *in natura*, et non pas en remplacement.

Cette revue nous a permis de constater que le microcosme était déjà utilisé pour tester un grand nombre d'hypothèses liées à l'invasion. Cependant, la répartition des études était très inégale. D'une part, la quasi-totalité des articles étudiaient la phase d'établissement uniquement, au détriment notamment de l'étude de la phase d'expansion. D'autre part, une large majorité testait l'impact de facteurs environnementaux, plutôt que le rôle de la communauté native ou des caractéristiques de la population introduite (telles que sa démographie). Ainsi, si les caractéristiques spécifiques du microcosme en font un outil utile pour le test d'hypothèses en biologie de l'invasion, son utilisation pourrait encore être élargie et généralisée pour tester d'autres hypothèses encore peu explorées.

**Article 5 : De l'utilisation de microcosmes pour le test d'hypothèses en  
biologie de l'invasion**

Morel-Journel, T., X. Fauvergue, E. Lombaert, L. Mailleret, T. Malausa, N. Ris, and E. Vercken. 2015. Revue d'Ecologie (Terre et Vie)

## DE L'UTILISATION DE MICROCOSMES POUR LE TEST D'HYPOTHÈSES EN BIOLOGIE DE L'INVASION

Thibaut MOREL-JOURNEL<sup>1,2,3\*</sup>, Xavier FAUVERGUE<sup>1,2,3</sup>, Eric LOMBAERT<sup>1,2,3</sup>, Ludovic  
MAILLERET<sup>1,2,3,4</sup>, Thibaut MALAUSA<sup>1,2,3</sup>, Nicolas RIS<sup>1,2,3</sup> & Elodie VERCKEN<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> INRA, UMR 1355 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France. E-mails: xavier.fauvergue@sophia.inra.fr; eric.lombaert@sophia.inra.fr; thibaut.malause@sophia.inra.fr; nicolas.ris@sophia.inra.fr; elodie.vercken@sophia.inra.fr

<sup>2</sup> Univ. Nice Sophia Antipolis, UMR 7254 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France

<sup>3</sup> CNRS, UMR 7254 Institut Sophia Agrobiotech, 06903 Sophia Antipolis, France

<sup>4</sup> INRIA, Biocore, 06900 Sophia Antipolis, France. E-mail : ludovic.mailleret@sophia.inra.fr

\* Auteur correspondant. E-mail : thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr

**SUMMARY.** — *Utilization of microcosms to test invasion biology hypotheses.* — Understanding the factors underlying establishment and spread of exotic species in order to predict invasion risks is a major goal in invasion biology. Many theoretical studies investigated the ecological and evolutionary components of these factors and their impact on the invasive process. Yet, hypothesis tests through experimental approaches are still scarce because of the practical and ethical difficulties associated with the introduction of exotic species in nature. Thus, most empirical results come from *a posteriori* analyses of fortuitous invasions, which allow correlative approaches at best and give no information about invasion failures. In this paper, we propose microcosms, i.e. reproducible controlled simplified environments, as an alternative to experimental introductions *in natura*. From a review of the literature, we discuss the distinctive features of microcosms to test theoretical predictions about invasion. Our analysis focuses on studies involving populations in transitory dynamics after a demographic bottleneck and/or subject to an adaptive challenge, two key characteristics of invasive processes. Despite their small number, these studies have been used successfully to explore the influences of various factors, mainly related to the introduction site characteristics (its abiotic conditions and their spatial and temporal heterogeneity), and to a lesser extent to the introduced individuals themselves (propagule pressure, genetic diversity and adaptations in the introduced population) or the invaded community. We argue that microcosms, as model systems, can be powerful tools to test theoretical hypotheses. They must however be used with care, as they do not account for the same complexity as natural systems. They are thus complementary to theoretical studies and field surveys, and contribute to reinforce the predictive value of invasion biology by linking theory and experimentation.

**RÉSUMÉ.** — Comprendre les facteurs déterminant le succès ou l'échec des processus invasifs est un objectif majeur en biologie de l'invasion. De nombreux travaux théoriques se sont intéressés aux composantes écologiques et évolutives de ces facteurs. Cependant, les tests d'hypothèses associés à une démarche expérimentale restent rares. La plupart des résultats empiriques sont issus de l'analyse *a posteriori* d'invasions fortuites et ne permettent donc, au mieux, que des approches corrélatives. Dans cet article, nous discutons de la pertinence des microcosmes, i.e. des environnements simplifiés, contrôlés et reproductibles, comme alternatives aux introductions expérimentales en milieu naturel. En nous basant sur une synthèse de la littérature, nous présentons les avantages et limites des approches en microcosmes pour l'étude des invasions biologiques. Notre analyse se concentre sur les publications impliquant des populations en dynamique transitoire après un goulot d'étranglement et/ou soumises à un challenge adaptatif, deux caractéristiques clés des processus invasifs. Malgré le nombre encore réduit de telles études, leur intérêt a été montré pour explorer les influences des caractéristiques de l'aire envahie (les conditions environnementales ainsi que leur hétérogénéité spatiale ou temporelle). Dans une moindre mesure, les microcosmes ont également permis de tester l'influence des caractéristiques des populations introduites et de la communauté envahie. Cependant, ils doivent être utilisés avec précaution car ils ne permettent pas de reproduire la complexité des milieux naturels. Les expériences en microcosmes sont donc complémentaires aux études théoriques et à celles menées en populations naturelles et contribuent à renforcer la valeur prédictive de la biologie de l'invasion en liant théorie et expérimentation.

---

L'aspect prédictif de la biologie de l'invasion est essentiel pour déterminer les risques associés à l'introduction d'espèces exotiques (Mack *et al.*, 2000 ; Kolar & Lodge, 2001). Le



processus d'invasion peut être subdivisé en différentes étapes successives, allant de l'introduction des individus à l'établissement des populations, qui est atteint lorsque les individus introduits parviennent à survivre et se reproduire dans l'aire d'introduction, et l'expansion, qui correspond à leur propagation au-delà de leur aire d'introduction pour coloniser d'autres habitats (Colautti & MacIsaac, 2004 ; Blackburn *et al.*, 2011). La capacité des espèces introduites à traverser chacune de ces étapes du processus invasif dépend de facteurs écologiques et évolutifs, dont l'identification est un enjeu majeur en biologie de l'invasion. Pourtant, alors qu'il existe un vaste corpus théorique concernant l'effet de ces facteurs sur l'établissement et l'expansion des espèces introduites (*e.g.* Shea & Chesson, 2002 ; Hastings *et al.*, 2005 ; Melbourne *et al.*, 2007 ; Gurevitch *et al.*, 2011), les tests expérimentaux de ces prédictions s'avèrent beaucoup plus rares. Ainsi, la plupart des recherches empiriques se concentrent sur des analyses corrélatives de données issues d'invasions fortuites (Lowry *et al.*, 2013) ou planifiées et bénéfiques, dans le cas de la lutte biologique utilisant l'introduction d'auxiliaires des cultures et le cas de réintroductions dans le cadre de la conservation. Ces observations représentent un échantillon biaisé en faveur des invasions réussies et elles ne permettent notamment pas d'étudier les facteurs et processus à l'origine des échecs d'invasion.

Les expérimentations sur le terrain sont rares en biologie de l'invasion car elles soulèvent différents problèmes. D'un point de vue éthique, l'introduction d'une espèce exotique est souvent proscrite car elle présente un risque potentiel pour la communauté native. Les possibilités d'introduction expérimentale sont donc limitées à des contextes écologiques particuliers, tels que les lâchers d'agents de lutte biologique (Grevstad, 1999 ; Memmott *et al.*, 2005 ; Fauvergue *et al.*, 2007). Même dans ces situations où l'introduction volontaire est possible, certains processus en jeu durant les invasions sont difficilement observables, en particulier en début d'invasion. Les premières générations après l'introduction sont particulièrement décisives pour l'établissement car les populations introduites peuvent se maintenir à des effectifs faibles, pour ne croître qu'ensuite (Mack *et al.*, 2000 ; Crooks, 2005). Pendant ce temps de latence, les estimations d'effectif sont difficiles et peu précises, ce qui rend le suivi de ces populations complexe (Hayes *et al.*, 2005 ; Olson *et al.*, 2012). Ces populations sont également sensibles aux variations environnementales, qui peuvent considérablement impacter le déroulement de l'invasion (Minton & Mack, 2010 ; Fauvergue *et al.*, 2012). Cette variabilité incontrôlable affecte la comparabilité des réplicats expérimentaux obtenus *in natura*, réduit la puissance statistique des analyses de données, ce qui peut empêcher d'observer l'effet de certains facteurs.

Ces différents écueils, directement liés aux contraintes des expérimentations en milieu naturel, peuvent être contournés par l'utilisation du microcosme, un cadre expérimental utilisé dans d'autres branches de l'écologie, telles que l'écologie évolutive (*e.g.* Yoshida *et al.*, 2003 ; Bell & Gonzalez, 2009), l'écologie globale (*e.g.* Benton *et al.*, 2007 ; Stewart *et al.*, 2013), l'écologie des communautés (*e.g.* Kassen *et al.*, 2000 ; Wittebolle *et al.*, 2009) ou la dynamique des populations (*e.g.* Bjornstad *et al.*, 2001 ; Drake, 2005). Nous rassemblons sous le terme « microcosme » l'ensemble des environnements simplifiés et contrôlés, sans considération de taille ou de durée de l'expérience réalisée. Cette définition inclut donc notamment des dispositifs tels les mésocosmes, écotrons, chemostats ou cages expérimentales. Ces systèmes permettent notamment de connaître et réguler les flux d'individus ou de ressources entrant et sortant du système ainsi que de faire varier uniquement les facteurs d'intérêt (Fraser & Keddy, 1997 ; Drake & Kramer, 2012). En microcosme, il est par exemple possible de manipuler la composition de la communauté envahie, les conditions abiotiques environnementales ou l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'habitat. Les expériences peuvent plus aisément être répliquées, afin d'obtenir une puissance statistique supérieure à celle obtenue en milieu naturel. De plus, un suivi précis des dynamiques des populations est possible sans problème de détection, et ce dès l'introduction des individus. Enfin, les microcosmes permettent de tester l'effet de processus entraînant aussi bien à la réussite qu'à l'échec des invasions.



En nous basant sur une synthèse de la bibliographie, nous discutons des intérêts et des limites des microcosmes comme alternatives au milieu naturel pour tester expérimentalement des prédictions en biologie de l'invasion. Notre synthèse se concentre sur les études traitant de populations en dynamique transitoire, suite à un goulot d'étranglement démographique et/ou un challenge adaptatif, deux caractéristiques-clés des processus invasifs (Sakai *et al.*, 2001 ; Simberloff, 2009). En interrogeant la base de données *Web of Science* de l'ISI, nous avons recherché tous les articles disponibles entre le 1<sup>er</sup> Janvier 1975 et le 20 novembre 2014 à l'aide de la requête suivante : *Topic = inva\* AND (chemostat\* OR ecotron\* OR macrocosm\* OR mesocosm\* OR microcosm\* OR "cage experiment\*" OR "experimental population\*" OR "laboratory population\*")*.

Cette recherche était concentrée sur l'invasion et les espèces invasives et excluait donc certaines études en microcosme testant des hypothèses liées au processus invasif sans se placer explicitement dans ce contexte (*e.g.* Hallatschek *et al.*, 2007 ; Drake & Griffen, 2009). Parmi les 771 résultats, nous avons sélectionné un corpus de 125 articles s'intéressant aux tests de prédictions théoriques concernant l'impact de facteurs écologiques sur le déroulement d'une invasion biologique. Une très grande majorité (90 %) des études concernent la phase d'établissement et s'intéressent à la persistance des populations introduites, et considèrent donc des variables telles que leurs taux d'extinction ou de croissance, ainsi que la survie ou la reproduction des individus introduits. Les autres articles traitent de la phase d'expansion et étudient la propagation des individus introduits à travers le paysage, et testent donc des variables telles que la vitesse d'un front d'invasion, la dispersion des individus introduits ou la colonisation de nouveaux habitats par la population introduite. Chacun des 125 articles a été assigné à un ou plusieurs axes thématiques regroupant les différents facteurs étudiés. Ainsi, vingt-huit articles (22 % de tous les articles) concernaient les facteurs liés aux populations introduites elles-mêmes, qui influencent la facilité avec laquelle les individus parviennent à envahir des milieux (*invasiveness*). Trente-trois (26 %) concernaient des facteurs liés à la communauté envahie, influençant sa susceptibilité à l'invasion (*invasibility*). Enfin, soixante-dix-huit (62 %) études concernaient les facteurs environnementaux.

Si leur environnement simplifié et contrôlable est adapté au test de questions théoriques, ces systèmes expérimentaux montrent leurs limites pour des approches descriptives intégrant un niveau de complexité écologique plus important (Carpenter, 1996 ; Schindler, 1998). Bien utilisés, les microcosmes apparaissent comme un outil puissant pour la promotion d'une méthode scientifique de l'étude des invasions biologiques, associant prédictions théoriques et tests expérimentaux. Ils permettent ainsi de développer des démarches fortement complémentaires aux analyses corrélatives d'invasions en milieu naturel.

## LES FACTEURS LIÉS AUX POPULATIONS INTRODUITES

Diverses études ont tenté d'identifier des caractéristiques communes aux espèces et populations introduites parvenant à s'établir et se répandre (*e.g.* Kolar & Lodge, 2001 ; Grotkopp *et al.*, 2002 ; Daehler, 2003). Un facteur généralisable au-delà du modèle biologique considéré est la capacité des individus introduits à s'adapter aux nouvelles conditions qu'ils rencontrent dans l'aire d'introduction. En effet, le nouvel environnement rencontré par des individus introduits peut constituer un challenge adaptatif important affectant l'établissement (Facon *et al.*, 2006). Une phase d'adaptation peut avoir lieu immédiatement après l'introduction, période durant laquelle la population est difficile à détecter (Ellstrand & Schierenbeck, 2000 ; Lee, 2002). La sélection naturelle peut aussi agir plus tardivement au cours d'un processus d'invasion biologique. Ainsi, durant la phase d'expansion, de nouvelles pressions de sélection sont rencontrées sur le front d'invasion. Celles-ci peuvent être liées à l'environnement ou aux variations de densité de la population dans l'espace (Burton *et al.*, 2010 ; Phillips *et al.*, 2010 ; Kubisch *et al.*, 2013). Une

plasticité phénotypique importante, souvent observée dans les populations introduites (Davidson *et al.*, 2011), peut également permettre aux individus de répondre au changement d'environnement que constitue l'introduction, avant même que les adaptations puissent se mettre en place (Sexton *et al.*, 2002 ; Daehler, 2003).

L'expérimentation en microcosme représente une opportunité de suivre l'adaptation des individus durant l'invasion et son impact sur le processus invasif. Pourtant, bien que certaines études mettent en évidence l'impact du fond génétique des individus introduits sur leurs capacités à envahir (Hay & Fenlon, 1995 ; Pantel *et al.*, 2011 ; Vercken *et al.*, 2013), seules cinq des études que nous avons retenues traitent de variations de traits durant l'invasion elle-même. Concernant l'établissement, Weinig (2005) a mis en évidence une adaptation à un milieu plus compétitif chez l'herbacée *Abutilon theophrasti*. Deux autres études ont montré une réponse plastique à la température chez un ver de terre (Cunha *et al.*, 2011) et une modification de comportement chez l'écrevisse *Procambarus clarkii* face à un compétiteur natif (Hanshew & Garcia, 2012). Durant la phase d'expansion, Sen Datta *et al.* (2013) ont mis en évidence une sélection de la coopération sur des fronts d'invasion de levures, et Miller & Inouye (2013) l'effet de l'évolution d'une dispersion biaisée en faveur d'un sexe chez la bruche du niébé (*Callobrochus maculatus*) sur la vitesse du front.

Un ensemble de facteurs affectant le processus invasif n'est pas lié aux caractéristiques des individus introduits eux-mêmes, mais à celles de la population introduite dans son ensemble. C'est le cas par exemple de l'effectif de la population. Sa taille initiale est déterminée par la pression de propagules, souvent identifiée comme un prédicteur robuste du succès d'établissement d'une espèce introduite (Lockwood *et al.*, 2005 ; Colautti *et al.*, 2006 ; Simberloff, 2009). Cette variable composite décrivant le nombre d'individus introduits (la taille de propagule) et la fréquence des introductions (le nombre de propagules), a fait l'objet de plusieurs études théoriques (e.g. Mailleret & Lemesle, 2009 ; Wittmann *et al.*, 2014 ; Yamamichi *et al.*, 2014). D'une part, la petite taille des populations introduites augmente leur sensibilité à différents mécanismes, tels que la stochasticité démographique (Lande, 1993 ; Engen *et al.*, 1998) ou les effets Allee (Taylor & Hastings, 2005 ; Courchamp *et al.*, 2008). La répartition des individus introduits dans l'espace joue également un rôle sur l'établissement (Drury *et al.*, 2007 ; Garnier *et al.*, 2012 ; Kanarek *et al.*, 2013). D'autre part, leur diversité génétique est limitée par des mécanismes tels que les effets fondateurs (Sakai *et al.*, 2001 ; Forsman, 2014). À cette diminution initiale de diversité génétique s'ajoute des effets liés à la petite taille des populations introduites : la dérive génétique, qui peut entraîner l'expression et la fixation d'allèles délétères, et la consanguinité, qui peut les amener à l'état homozygote (Allendorf & Lundquist, 2003 ; Fauvergue *et al.*, 2012). Ces effets peuvent cependant être compensés par d'autres mécanismes, tels que la purge d'allèles délétères par dérive et sélection (Glemin, 2003), ou la rupture de relations épistatiques suite à un effet fondateur, qui peuvent permettre l'expression de gènes qui étaient inhibés dans la population native (Goodnight, 1987 ; Goodnight, 1988). Durant l'expansion spatiale, le *gene surfing*, qui correspond à une augmentation de la fréquence de certains allèles portés par les individus en avant du front d'invasion à cause de phénomènes de dérive (Hallatschek & Nelson, 2008), peut potentiellement favoriser des traits autrement contre-sélectionnés, et donc affecter le déroulement de l'invasion (Travis *et al.*, 2007).

L'expérimentation en microcosme permet de manipuler la taille et le nombre de propagules, leur localisation et leur composition génétique. Pourtant, les études en microcosme ne testent qu'une partie seulement des prédictions théoriques liées à la taille initiale de la population introduite. Les articles concernant les effets démographiques s'intéressent principalement au seul rôle du nombre d'individus introduits, en interaction avec (i) leurs caractéristiques génétiques (Hay & Fenlon, 1995 ; Hufbauer *et al.*, 2013 ; Vercken *et al.*, 2013), (ii) les espèces résidentes (e.g. Chadwell & Engelhardt, 2008 ; Reinhardt & Galatowitsch, 2008 ; Xie *et al.*, 2013) ou (iii) les conditions abiotiques du milieu (Hufbauer *et al.*, 2013 ; Mata *et al.*, 2013). Quelques-unes des



études retenues tiennent compte de la fréquence des introductions (Drake *et al.*, 2005 ; Britton & Gozlan, 2013 ; Brooks & Jordan, 2013), mais aucune n'étudie l'impact de la répartition spatiale des individus introduits. Les expérimentations concernant les effets génétiques s'intéressent principalement à l'influence de la diversité génétique initiale sur l'établissement (*e.g.* chez le roseau *Phragmites australis*, Kettenring *et al.*, 2011 ; chez l'aleurode *Bemisia tabaci*, Hufbauer *et al.*, 2013). En revanche, aucune des études référencées ne teste précisément l'effet de la purge génétique ou de la rupture de l'épistasie sur l'invasion. Ces expériences s'intéressant avant tout à la phase d'établissement, et non pas la phase d'expansion, elles ne testent pas non plus les effets du *gene surfing*.

## LES FACTEURS LIÉS À LA COMMUNAUTÉ ENVAHIE

Si les facteurs liés à la population envahissante elle-même jouent un rôle important dans le succès invasif, la composition de la communauté présente dans l'aire d'invasion est également considérée comme un prédicteur majeur de l'établissement des populations (Lodge, 1993 ; Kennedy *et al.*, 2002). Sa diversité et sa richesse spécifique déterminent notamment la niche écologique que peut occuper l'espèce introduite. Ainsi, la théorie se réfère à l'opportunité de niche, qui représente la possibilité pour une espèce exotique d'exploiter des ressources non utilisées par un compétiteur (niche vacante) ou d'échapper à ses ennemis naturels dans son nouveau milieu (*enemy release*) (Shea & Chesson, 2002). Elton (1958) a émis l'hypothèse qu'une communauté avec une diversité fonctionnelle plus faible (*i.e.* présentant plus d'opportunités de niche) serait plus facilement envahie. Cette hypothèse est corroborée par des modèles théoriques (Case, 1990, 1991 ; Tilman 1999), mais d'autres études suggèrent que certains facteurs, tels que la quantité totale de ressources ou l'hétérogénéité spatiale et temporelle des interactions entre invasifs et natifs, peuvent aussi modifier, voire inverser, cette relation (Levine & D'Antonio, 1999 ; Stohlgren *et al.*, 2006 ; Clark *et al.*, 2013). Certaines encore insistent sur l'importance de l'équilibre dans la représentation des différentes espèces dans la communauté plutôt que leur seule présence (Nijs & Roy, 2000 ; Wilsey & Polley, 2002). La composition de la communauté en termes phylogénétiques est également à prendre en compte pour déterminer les chances d'établissement des espèces introduites. En effet, la naturalisation d'espèces introduites peut être facilitée si ses adaptations correspondent à une niche disponible dans l'aire d'introduction (Rejmanek, 2000 ; Wiens & Graham, 2005). Ainsi, l'hypothèse de naturalisation suggère que les espèces introduites dans une communauté dont elles sont distantes génétiquement ont un taux d'établissement plus important (Daehler, 2001).

La flexibilité qu'offre le microcosme dans la composition de la communauté envahie représente un atout important pour tester les hypothèses théoriques qui y sont liées. Elle peut être modulée selon les besoins de l'expérience, ce qui permet de connaître et contrôler précisément les espèces présentes, voire de créer des communautés instables ou transitoires qui ne seraient pas observables dans la nature. La plupart des études s'intéressent à la relation entre diversité fonctionnelle de la communauté et invasion avancée par Elton (1958) sur une grande variété de modèles biologiques. Tandis que certaines considèrent simplement un impact de la richesse spécifique de la communauté (*e.g.* Hector *et al.*, 2001 ; Carey & Wahl, 2010 ; Sperfeld *et al.*, 2010), d'autres testent la relation entre la probabilité d'établissement et l'équilibre dans la composition de la communauté (Emery & Gross, 2007 ; Mattingly *et al.*, 2007). En revanche, peu d'études référencées dans notre revue s'intéressent au rôle de la composition phylogénétique de la communauté sur l'invasion. Une étude de Jiang *et al.* (2010) met en évidence chez les bactéries *Serratia marcescens* des taux d'établissement plus élevés lorsque les souches utilisées sont distantes génétiquement de la communauté dans laquelle elles sont introduites. Dans une autre étude, Vivant *et al.* (2013) mettent en évidence une relation entre l'érosion de la diversité phylogénétique de la communauté et l'invasion d'une autre bactérie, *Listeria monocytogenes*.

## LES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

Considérer l'impact des facteurs environnementaux sur le déroulement des invasions biologiques est perçu *a priori* comme particulièrement important, notamment au regard des changements climatiques en cours (Dukes & Mooney, 1999 ; Stachowicz *et al.*, 2002). Les études théoriques s'intéressent particulièrement à l'impact de l'hétérogénéité, temporelle ou spatiale, de ces conditions environnementales (Melbourne *et al.*, 2007). Les variations temporelles correspondent aux perturbations, qui peuvent affecter les communautés natives (Hobbs & Huenneke, 1992 ; Higgins & Richardson, 1998). D'une part, une modification des conditions du milieu suite à une perturbation peut diminuer l'avantage compétitif des espèces natives, et donc faciliter l'établissement d'espèces exotiques (Moles *et al.*, 2008 ; Catford *et al.*, 2012). D'autre part, la variabilité de la disponibilité en ressources peut engendrer des périodes d'excès, propices à l'invasion (Davis *et al.*, 2000). L'hétérogénéité spatiale se traduit par la discrétisation de l'aire envahie en patches d'habitat favorables ou défavorables à l'espèce introduite. La théorie suggère alors que le fait même que le milieu rencontré par l'espèce introduite soit un ensemble d'habitats discrets plutôt qu'un environnement continu peut affecter l'avancée d'un front d'invasion (Shigesada *et al.*, 1986 ; Pachevsky & Levine, 2011). D'autres études s'intéressent également à l'impact de la répartition spatiale des habitats favorables sur l'établissement et l'expansion des populations (Facon & David, 2006 ; Dewhurst & Lutscher, 2009 ; Schreiber & Lloyd-Smith, 2009). Les capacités de dispersion des individus peuvent interagir avec cette répartition spatiale et ainsi déterminer l'aptitude d'une population introduite à envahir un paysage (Keeling, 1999 ; With, 2004 ; Lindstrom *et al.*, 2011).

Le cadre expérimental du microcosme permet de créer artificiellement de l'hétérogénéité dans les conditions environnementales de manière contrôlée pour tester son impact. Il est ainsi possible de générer des perturbations afin de tester leur effet sur l'invasibilité d'un milieu (*e.g.* Ding *et al.*, 2010 ; Li & Stevens, 2012). Mata *et al.* (2013) mettent ainsi en évidence que des perturbations fréquentes favorisent l'établissement de *Tetrahymena pyriformis*, une espèce protozoaire pionnière, face à *Euplotes eurystomus*, une espèce plus compétitive. D'autres expériences mettent en évidence l'impact de la déstabilisation de la communauté suite à une perturbation abiotique sur son invasibilité (Kneitel & Perrault, 2006 ; Janos *et al.*, 2013). Par exemple, Liu *et al.* (2012), en expérimentant sur des bactéries (*Pseudomonas fluorescens*), montrent que cette déstabilisation de la communauté est plus importante pour l'établissement de la bactérie que la perturbation abiotique elle-même. En microcosme, il est également possible de structurer spatialement la répartition de la ressource disponible (Otten *et al.*, 2004 ; Neri *et al.*, 2011), des prédateurs (Edgerly *et al.*, 1999) ou des compétiteurs (Freed & Leisnham, 2014). Une étude de MacNeil *et al.* (2004) sur l'établissement du gammare (*Gammarus pulex*) suggère ainsi que la structuration de l'aire d'introduction en patches de différentes qualités permet une invasion autrement impossible dans un milieu homogène. Les résultats de Neri *et al.* (2011) sur le champignon *Rhizoctonia solani* indiquent en revanche que la phase d'expansion peut être ralentie par l'hétérogénéité spatiale. Par ailleurs, plusieurs études mettent également en évidence un effet de la connectivité du paysage et de l'isolement des habitats sur l'expansion de l'invasion (Otten *et al.*, 2004 ; Shulman & Chase, 2007 ; Seymour & Altermatt, 2014). Plusieurs études tirent profit du contrôle précis des conditions environnementales et de la facilité de réplcation des microcosmes pour tester l'impact sur l'établissement d'un paramètre spécifique, tel que la température (*e.g.* Cowling *et al.*, 2004 ; Sorte *et al.*, 2010 ; Fey & Cottingham, 2012) ou la quantité de ressources disponibles (Green & Galatowitsch, 2001 ; Kennedy *et al.*, 2009 ; Jackson *et al.*, 2013). D'autres travaux s'intéressent à l'impact d'espèces-clés, compétiteurs ou prédateurs de l'espèce introduite (Daneshgar & Jose, 2009 ; Dzialowski, 2010 ; Freed & Leisnham, 2014). Cependant, ces résultats obtenus dépendent étroitement des caractéristiques de l'espèce impliquée, que ce soit dans sa tolérance aux conditions abiotiques ou dans son interaction avec les autres espèces. Les conclusions de ces études sont donc difficilement généralisables au-delà d'un contexte écologique particulier, et se rapportent rarement



à des prédictions théoriques plus larges.

## CONCLUSION

Les études listées dans cette synthèse bibliographique présentent les grandes possibilités offertes par les microcosmes pour tester l'effet de différents facteurs écologiques et évolutifs sur le déroulement des invasions. Nous avons pu observer certaines tendances, dans les questions traitées — les articles concernant les facteurs liés aux populations introduites ou aux communautés envahies sont minoritaires par rapport à celles concernant des facteurs environnementaux — et dans les étapes de l'invasion étudiées — une grande majorité d'études traitent de mécanismes ayant lieu durant la phase d'établissement plutôt que ceux concernant la phase d'expansion. Ces déséquilibres peuvent refléter les avantages pratiques du microcosme. D'une part, il permet de maîtriser les facteurs environnementaux, généralement incontrôlables en milieu naturel (Lawton, 1995 ; Cadotte *et al.*, 2005). D'autre part, il est particulièrement approprié pour l'étude de l'établissement, puisqu'il permet d'éviter les biais de détection qui existent dans le suivi des individus en milieu naturel (Hayes *et al.*, 2005 ; Olson *et al.*, 2012). De plus, la phase d'établissement a lieu immédiatement après l'introduction et dépend de facteurs plus locaux que la phase d'expansion. Ainsi le microcosme n'est utilisé que plus rarement pour tester l'expansion, qui requiert une prise en compte explicite de l'aspect spatial du milieu et une étude sur un nombre plus important de générations (*e.g.* Shulman & Chase, 2007 ; Fellous *et al.*, 2012 ; Giometto *et al.*, 2014).

Toutefois, le microcosme ne doit pas être considéré comme une simple alternative aux expériences *in natura* à utiliser pour des raisons pratiques. C'est avant tout un système modèle, dont l'utilisation est motivée par une démarche hypothético-déductive plus large (Lawton, 1995 ; Drake & Kramer, 2012). En offrant un milieu simplifié par rapport à la nature, il permet de se concentrer sur des facteurs d'intérêt et de mettre en évidence des mécanismes fins (Lawton, 1995 ; Jessup *et al.*, 2004). Son utilisation est donc la plus pertinente lorsqu'elle est guidée par la théorie pour répondre à des questions définies clairement *a priori* (Bulling *et al.*, 2006). Cette synthèse bibliographique met en évidence de nombreuses prédictions sur les invasions biologiques qui peuvent encore être abordées grâce à ce système expérimental afin de mieux comprendre les processus écologiques particuliers affectant les populations introduites. En plus de faire le lien entre la théorie et le suivi empirique en milieu naturel, les microcosmes ont donc le potentiel de contribuer de manière importante à la valeur prédictive de la biologie de l'invasion.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs sont reconnaissants envers les trois évaluateurs anonymes de cet article, dont la contribution a participé à l'amélioration du manuscrit. Ils tiennent également à remercier le soutien du Département Santé des Plantes et Environnement de l'INRA, ainsi que le projet ANR TrPTIC (ref : ANR-14-CE18-0002). Ce travail fait partie de la thèse de TMJ, financée par l'Université de Nice Sophia-Antipolis. Les financeurs n'ont joué aucun rôle ni dans la collecte ou l'analyse des données, ni dans la décision de publier ou la rédaction du manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- ALLENDORF, F.W. & LUNDQUIST, L.L. (2003).— Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species. *Conserv. Biol.*, 17: 24-30.
- BELL, G. & GONZALEZ, A. (2009).— Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecol. Lett.*, 12: 942-948.
- BENTON, T.G., SOLAN, M., TRAVIS, J.M.J. & SAIT, S.M. (2007).— Microcosm experiments can inform global ecological problems. *TREE*, 22: 516-521.



- BJORNSTAD, O.N., SAIT, N.C., STENSETH, S.M., THOMPSON, D.J. & BEGON, M. (2001).— The impact of specialized enemies on the dimensionality of host dynamics. *Nature*, 409: 1001-1006.
- BLACKBURN, T.M., PYŠEK, P., BACHER, S., CARLTON, J.T., DUNCAN, R.P., JAROSIK, V., WILSON, J.R.U. & RICHARDSON, D.M. (2011).— A proposed unified framework for biological invasions. *TREE*, 26: 333-339.
- BRITTON, J.R. & GOZLAN, R.E. (2013).— How many founders for a biological invasion? Predicting introduction outcomes from propagule pressure. *Ecology*, 94: 2558-2566.
- BROOKS, W.R. & JORDAN, R.C. (2013).— Propagule pressure and native species richness effects drive invasibility in tropical dry forest seedling layers. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 15: 162-170.
- BULLING, M.T., WHITE, P.C.L., RAFFAELLI, D.G. & PIERCE, G.J. (2006).— Using model systems to address the biodiversity-ecosystem functioning process. *Marine Ecol. Progr. Ser.*, 311: 295-309.
- BURTON, O.J., PHILLIPS, B.L. & TRAVIS, J.M.J. (2010).— Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecol. Lett.*, 13: 1210-1220.
- CADOTTE, M.W., DRAKE, J.A. & FUKAMI, T. (2005).— Constructing nature: laboratory models as necessary tools for investigating complex ecological communities. *Adv. Ecol. Res.*, 37: 333-353.
- CAREY, M.P. & WAHL, D.H. (2010).— Native fish diversity alters the effects of an invasive species on food webs. *Ecology*, 91: 2965-2974.
- CARPENTER, S.R. (1996).— Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology*, 77: 677-680.
- CASE, T.J. (1990).— Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 87: 9610-9614.
- CASE, T.J. (1991).— Invasion resistance, species buildup and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 239-266.
- CATFORD, J.A., DAEHLER, C.C., MURPHY, H.T., SHEPPARD, A.W., HARDESTY, B.D., WESTCOTT, D.A., REJMANEK, M., BELLINGHAM, P.J., PERGL, J., HORVITZ, C.C. & HULME, P.E. (2012).— The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 14: 231-241.
- CHADWELL, T.B. & ENGELHARDT, K.A.M. (2008).— Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *J. Appl. Ecol.*, 45: 515-523.
- CLARK, G.F., JOHNSTON, E.L. & LEUNG, B. (2013).— Intrinsic time dependence in the diversity-invasibility relationship. *Ecology*, 94: 25-31.
- COLAUTTI, R.I., GRIGOROVICH, I.A. & MACISAAC, H.J. (2006).— Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biol. Invasions*, 8: 1023-1037.
- COLAUTTI, R.I. & MACISAAC, H.J. (2004).— A neutral terminology to define 'invasive' species. *Divers. Distrib.*, 10: 135-141.
- COURCHAMP, F., GASCOIGNE, J. & BEREK, L. (2008).— *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford, Oxford University Press.
- COWLING, J.E., WEEKS, J.A., SPICER, J.I. & GASTON, K.J. (2004).— Physiological tolerances of the euterrestrial amphipod *Arcitalitrus dorrieni* (Hunt) as a key to its geographical distribution? A test using mesocosms. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. & Integr. Physiol.*, 139: 251-259.
- CROOKS, J.A. (2005).— Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience*, 12: 316-329.
- CUNHA, L., CAMPOS, I., MONTIEL, R., RODRIGUES, A. & MORGAN, A.J. (2011).— Morphometry of the epidermis of an invasive megascolecid earthworm (*Amyntas gracilis*, Kinberg 1867) inhabiting actively volcanic soils in the Azores archipelago. *Ecotoxicol. and Envir. Safety*, 74: 25-32.
- DAEHLER, C.C. (2001).— Darwin's naturalization hypothesis revisited. *Am. Nat.*, 158: 324-330.
- DAEHLER, C.C. (2003).— Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34: 183-211.
- DANESHGAR, P. & JOSE, S. (2009).— Role of species identity in plant invasions: experimental test using *Imperata cylindrica*. *Biol. Invasions*, 11: 1431-1440.
- DAVIDSON, A.M., JENNIONS, M. & NICOTRA, A.B. (2011).— Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecol. Lett.*, 14: 419-431.
- DAVIS, M.A., GRIME, J.P. & THOMPSON, K. (2000).— Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.*, 88: 528-534.
- DEWHIRST, S. & LUTSCHER, F. (2009).— Dispersal in heterogeneous habitats: thresholds, spatial scales, and approximate rates of spread. *Ecology*, 90: 1338-1345.
- DING, W.X., ZHANG, Y.H. & CAI, Z.C. (2010).— Impact of permanent inundation on methane emissions from a *Spartina alterniflora* coastal salt marsh. *Atmosph. Envir.*, 44: 3894-3900.

- DRAKE, J.M. (2005).— Density-dependent demographic variation determines extinction rate of experimental populations. *Plos Biol.*, 3: 1300-1304.
- DRAKE, J.M., BAGGENSTOS, P. & LODGE, D.M. (2005).— Propagule pressure and persistence in experimental populations. *Biol. Lett.*, 1: 480-483.
- DRAKE, J.M. & GRIFFEN, B.D. (2009).— Speed of expansion and extinction in experimental populations. *Ecol. Lett.*, 12: 772-778.
- DRAKE, J.M. & KRAMER, A.M. (2012).— Mechanistic analogy: how microcosms explain nature. *Theoret. Ecol.*, 5: 433-444.
- DRURY, K.L.S., DRAKE, J.M., LODGE, D.M. & DWYER, G. (2007).— Immigration events dispersed in space and time: Factors affecting invasion success. *Ecol. Modell.*, 206: 63-78.
- DUKES, J.S. & MOONEY, H.A. (1999).— Does global change increase the success of biological invaders? *TREE*, 14: 135-139.
- DZIALOWSKI, A.R. (2010).— Experimental effect of consumer identity on the invasion success of a non-native cladoceran. *Hydrobiol.*, 652: 139-148.
- EDGERLY, J.S., WILLEY, M.S. & LIVDAHL, T. (1999).— Intraguild predation among larval treehole mosquitoes, *Aedes albopictus*, *Ae. aegypti*, and *Ae. triseriatus* (Diptera : Culicidae), in laboratory microcosms. *J. Medic. Entomol.*, 36: 394-399.
- ELLSTRAND, N.C. & SCHIERENBECK, K.A. (2000).— Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 97: 7043-7050.
- ELTON, C.S. (1958).— *The ecology of invasions by animals and plants*. London, Methuen.
- EMERY, S.M. & GROSS, K.L. (2007).— Dominant species identity, not community evenness, regulates invasion in experimental grassland plant communities. *Ecology*, 88: 954-964.
- ENGEN, S., BAKKE, O. & ISLAM, A. (1998).— Demographic and environmental stochasticity - Concepts and definitions. *Biometrics*, 54: 840-846.
- FACON, B. & DAVID, P. (2006).— Metapopulation dynamics and biological invasions: A spatially explicit model applied to a freshwater snail. *Am. Nat.*, 168: 769-783.
- FACON, B., GENTON, B.J., SHYKOFF, J., JARNE, P., ESTOUP, A. & DAVID, P. (2006).— A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *TREE*, 21: 130-135.
- FAUVERGUE, X., MALAUSA, J.C., GIUGE, L. & COURCHAMP, F. (2007).— Invading parasitoids suffer no Allee effect: A manipulative field experiment. *Ecology*, 88: 2392-2403.
- FAUVERGUE, X., VERCKEN, E., MALAUSA, T. & HUFBAUER, R. (2012).— The biology of small, introduced populations, with special reference to biological control. *Evolutionary Applications*.
- FELLOUS, S., DUNCAN, A.B., QUILLERY, E., VALE, P.F. & KALTZ, O. (2012).— Genetic influence on disease spread following arrival of infected carriers. *Ecol. Lett.*, 15: 186-192.
- FEY, S.B. & COTTINGHAM, K.L. (2012).— Thermal sensitivity predicts the establishment success of nonnative species in a mesocosm warming experiment. *Ecology*, 93: 2313-2320.
- FORSMAN, A. (2014).— Effects of genotypic and phenotypic variation on establishment are important for conservation, invasion, and infection biology. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 111: 302-307.
- FRASER, L.H. & KEDDY, P. (1997).— The role of experimental microcosms in ecological research. *TREE*, 12: 478-481.
- FREED, T.Z. & LEISNHAM, P.T. (2014).— Roles of spatial partitioning, competition, and predation in the North American invasion of an exotic mosquito. *Oecologia*, 175: 601-611.
- GARNIER, J., ROQUES, L. & HAMEL, F. (2012).— Success rate of a biological invasion in terms of the spatial distribution of the founding population. *Bull. Math. Biol.*, 74: 453-473.
- GIOMETTO, A., RINALDO, A., CARRARA, F. & ALTERMATT, F. (2014).— Emerging predictable features of replicated biological invasion fronts. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 111: 297-301.
- GLEMIN, S. (2003).— How are deleterious mutations purged? Drift versus nonrandom mating. *Evolution*, 57: 2678-2687.
- GOODNIGHT, C.J. (1987).— On the effect of founder events on epistatic genetic variance. *Evolution*, 41: 80-91.
- GOODNIGHT, C.J. (1988).— Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. *Evolution*, 42: 441-454.
- GREEN, E.K. & GALATOWITSCH, S.M. (2001).— Differences in wetland plant community establishment with additions of nitrate-N and invasive species (*Phalaris arundinacea* and *Typha x glauca*). *Canad. J. Bot.-Rev. Canad. Bot.*, 79: 170-178.
- GREVSTAD, F. (1999).— Experimental invasions using biological control introductions: the influence of release size on the chance of population establishment. *Biol. Invasions*, 1: 313-323.
- GROTKOPP, E., REJMANEK, M. & ROST T.L. (2002).— Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *Am. Nat.* 159: 396-419.
- GUREVITCH, J., FOX, G.A., WARDLE, G.M., Inderjit & TAUB, D. (2011).— Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecol. Lett.*, 14: 407-418.

- HALLATSCHKE, O., HERSEN, P., RAMANATHAN, S. & NELSON, D.R. (2007).— Genetic drift at expanding frontiers promotes gene segregation. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 104: 19926-19930.
- HALLATSCHKE, O. & NELSON, D.R. (2008).— Gene surfing in expanding populations. *Theoret. Pop. Biol.*, 73:158-170.
- HANSHEW, B.A. & GARCIA, T.S. (2012).— Invasion of the shelter snatchers: behavioural plasticity in invasive red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Freshwater Biol.*, 57: 2285-2296.
- HASTINGS, A., CUDDINGTON, K., DAVIES, K.F., DUGAW, C.J., ELMENDORF, S., FREESTONE, A., HARRISON, S., HOLLAND, M., LAMBRINOS, J., MALVADKAR, U., MELBOURNE, B.A., MOORE, K., TAYLOR, C. & THOMSON, D. (2005).— The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecol. Lett.*, 8: 91-101.
- HAY, D.B. & FENLON, J.S. (1995).— A modified binomial model that describes the infection dynamics of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* (Steinernematidae; Nematoda). *Parasitology*, 111: 627-633.
- HAYES, K.R., CANNON, R., NEIL, K. & INGLIS, G. (2005).— Sensitivity and cost considerations for the detection and eradication of marine pests in ports. *Marine Poll. Bull.*, 50: 823-834.
- HECTOR, A., DOBSON, K., MINNS, A., BAZELEY-WHITE, E. & LAWTON, J.H. (2001).— Community diversity and invasion resistance: An experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecol. Res.*, 16: 819-831.
- HIGGINS, S.I. & RICHARDSON, D.M. (1998).— Pine invasions in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecol.*, 135: 79-93.
- HOBBS, R.J. & HUENNEKE, L.F. (1992).— Disturbance, diversity, and invasion - Implications for conservations. *Conserv. Biol.*, 6: 324-337.
- HUFBAUER, R.A., RUTSCHMANN, A., SERRATE, B., CONCHARD, H.V. DE & FACON, B. (2013).— Role of propagule pressure in colonization success: disentangling the relative importance of demographic, genetic and habitat effects. *J. Evol. Biol.*, 26 :1691-1699.
- JACKSON, M.C., ALLEN, R., PEGG, J. & BRITTON, J.R. (2013).— Do trophic subsidies affect the outcome of introductions of a non-native freshwater fish? *Freshwater Biol.*, 58: 2144-2153.
- JANOS, D.P., SCOTT, J., ARISTIZABAL, C. & BOWMAN, D.M.J.S. (2013).— Arbuscular-mycorrhizal networks inhibit *Eucalyptus tetradonta* seedlings in rain forest soil microcosms. *Plos One*, 8.
- JESSUP, C.M., KASSEN, R., FORDE, S.E., KERR, B., BUCKLING, A., RAINEY, P.B. & BOHANNAN, B.J.M. (2004).— Big questions, small worlds: microbial model systems in ecology. *TREE*, 19: 189-197.
- JIANG, L., TAN, J.Q. & PU, Z.C. (2010).— An experimental test of Darwin's naturalization hypothesis. *Am. Nat.*, 175: 415-423.
- KANAREK, A., WEBB, C., BARFIELD, M. & HOLT, R. (2013).— Allee effects, aggregation, and invasion success. *Theoret. Ecol.*, 6: 153-164.
- KASSEN, R., BUCKLING, A., BELL, G. & RAINEY, P.B. (2000).— Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, 406: 508-512.
- KEELING, M.J. (1999).— The effects of local spatial structure on epidemiological invasions. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.*, 266: 859-867.
- KENNEDY, T.A., NAEEM, S., HOWE, K.M., KNOPS, J.M.H., TILMAN, D. & REICH, P. (2002).— Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417: 636-638.
- KENNEDY, T.L., HORTH, L.A. & CARR, D.E. (2009).— The effects of nitrate loading on the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and two common, native macrophytes in Florida. *Aquat. Bot.*, 91: 253-256.
- KETTENRING, K.M., MCCORMICK, M.K., BARON, H.M. & WHIGHAM, D.F. (2011).— Mechanisms of *Phragmites australis* invasion: feedbacks among genetic diversity, nutrients, and sexual reproduction. *J. Appl. Ecol.*, 48: 1305-1313.
- KNEITEL, J.M. & PERRAULT, D. (2006).— Disturbance-induced changes in community composition increase species invasion success. *Comm. Ecol.*, 7: 245-252.
- KOLAR, C.S. & LODGE, D.M. (2001).— Progress in invasion biology: predicting invaders. *TREE*, 16: 199-204.
- KUBISCH, A., FRONHOFFER, E.A., POETHKE, H.J. & HOVESTADT, T. (2013).— Kin competition as a major driving force for invasions. *Am. Nat.*, 181: 700-706.
- LANDE, R. (1993).— Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.*, 142: 911-927.
- LAWTON, J.H. (1995).— Ecological experiments with model systems. *Science*, 269: 328-331.
- LEE, C.E. (2002).— Evolutionary genetics of invasive species. *TREE*, 17: 386-391.
- LEVINE, J.M. & D'ANTONIO, C.M. (1999).— Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87: 15-26.
- LI, W. & STEVENS, M.H.H. (2012).— Fluctuating resource availability increases invasibility in microbial microcosms. *Oikos*, 121: 435-441.
- LINDSTROM, T., HAKANSSON N. & WENNERGREN, U. (2011).— The shape of the spatial kernel and its implications for biological invasions in patchy environments. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.*, 278: 1564-1571.



- LIU, M.Q., BJORNLUND, L., RONN, R., CHRISTENSEN, S. & EKELOUND, F. (2012).— Disturbance promotes non-indigenous bacterial invasion in soil microcosms: analysis of the roles of resource availability and community structure. *Plos One*, 7.
- LOCKWOOD, J.L., CASSEY, P. & BLACKBURN, T. (2005).— The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TREE*, 20: 223-228.
- LODGE, D.M. (1993).— Biological invasions - Lessons for ecology. *TREE*, 8: 133-137.
- LOWRY, E., ROLLINSON, E.J., LAYBOURN, A.J., SCOTT, T.E., AIELLO-LAMMENS, M.E., GRAY, S.M., MICKLEY, J. & GUREVITCH, J. (2013).— Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol. and Evol.*, 3: 182-196.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. (2000).— Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Applic.*, 10: 689-710.
- MACNEIL, C., DICK, J.T.A., JOHNSON, M.P., HATCHER, M.J. & DUNN, A.M. (2004).— A species invasion mediated through habitat structure, intraguild predation, and parasitism. *Limnol. Oceanogr.*, 49: 1848-1856.
- MAILLET, L. & LEMESLE, V. (2009).— A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Phil. Trans. R. Soc. a-Math. Phys. Engin. Sci.*, 367: 4779-4799.
- MATA, T.M., HADDAD, N.M. & HOLYOAK, M. (2013).— How invader traits interact with resident communities and resource availability to determine invasion success. *Oikos*, 122: 149-160.
- MATTELLI, W.B., HEWLETT, R. & REYNOLDS, H.L. (2007).— Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities. *Oikos*, 116: 1164-1170.
- MELBOURNE, B.A., CORNELL, H.V., DAVIES, K.F., DUGAW, C.J., ELMENDORF, S., FREESTONE, A.L., HALL, R.J., HARRISON, S., HASTINGS, A., HOLLAND, M., HOLYOAK, M., LAMBRINOS, J., MOORE, K. & YOKOMIZO, H. (2007).— Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol. Lett.*, 10: 77-94.
- MEMMOTT, J., CRAZE, P.G., HARMAN, H.M., SYRETT, P. & FOWLER, S.V. (2005).— The effect of propagule size on the invasion of an alien insect. *J. Anim. Ecol.*, 74: 50-62.
- MILLER, T.E.X. & INOUE, B.D. (2013).— Sex and stochasticity affect range expansion of experimental invasions. *Ecol. Lett.*, 16: 354-361.
- MINTON, M.S. & MACK, R.N. (2010).— Naturalization of plant populations: the role of cultivation and population size and density. *Oecologia*, 164: 399-409.
- MOLES, A.T., GRUBER, M.A.M. & BONSER, S.P. (2008).— A new framework for predicting invasive plant species. *J. Ecol.*, 96: 13-17.
- NERI, F.M., BATES, A., FUCHTBAUER, W.S., PEREZ-RECHE, F.J., TARASKIN, S.N., OTTEN, W., BAILEY, D.J. & GILLIGAN, C.A. (2011).— The effect of heterogeneity on invasion in spatial epidemics: from theory to experimental evidence in a model system. *Plos Comput. Biol.*, 7.
- NUS, I. & ROY, J. (2000).— How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos*, 88: 57-66.
- OLSON, C.A., BEARD, K.H., KOONS, D.N. & PITT, W.C. (2012).— Detection probabilities of two introduced frogs in Hawaii: implications for assessing non-native species distributions. *Biol. Invasions*, 14: 889-900.
- OTTEN, W., BAILEY, D.J. & GILLIGAN, C.A. (2004).— Empirical evidence of spatial thresholds to control invasion of fungal parasites and saprotrophs. *New Phytol.*, 163: 125-132.
- PACHEPSKY, E. & LEVINE, J.M. (2011).— Density dependence slows invader spread in fragmented landscapes. *Am. Nat.*, 177: 18-28.
- PANTEL, J.H., LEIBOLD, M.A. & JUENGER, T.E. (2011).— Population differentiation in daphnia alters community assembly in experimental ponds. *Am. Nat.*, 177: 314-322.
- PHILLIPS, B.L., BROWN, G.P. & SHINE, R. (2010).— Life-history evolution in range-shifting populations. *Ecology*, 91: 1617-1627.
- REINHARDT, A.C. & GALATOWITSCH, S.M. (2008).— The transition from invasive species control to native species promotion and its dependence on seed density thresholds. *Appl. Veget. Sci.*, 11: 131-138.
- REIMANEK, M. (2000).— Invasive plants: approaches and predictions. *Austr. Ecol.*, 25: 497-506.
- SAKAI, A.K., ALLENDORF, F.W., HOLT, J.S., LODGE, D.M., MOLOFSKY, J., WITH, K.A., BAUGHMAN, S., CABIN, R.J., COHEN, J.E., ELLSTRAND, N.C., MCCAULEY, D.E., O'NEIL, P., PARKER, I.M., THOMPSON, J.N. & WELLER, S.G. (2001).— The population biology of invasive species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 32: 305-332.
- SCHINDLER, D.W. (1998).— Replication versus realism: The need for ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*, 1: 323-334.
- SCHREIBER, S.J. & LLOYD-SMITH, J.O. (2009).— Invasion dynamics in spatially heterogeneous environments. *Am. Nat.*, 174: 490-505.
- SEN DATTA, M., KOROLEV, K.S., CVIJOVIC, I., DUDLEY, C. & GORE, J. (2013).— Range expansion promotes cooperation in an experimental microbial metapopulation. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 110: 7354-7359.

- SEXTON, J.P., MCKAY, J.K. & SALA, A. (2002).— Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecol. Applic.*, 12: 1652-1660.
- SEYMOUR, M. & ALTERMATT, F. (2014).— Active colonization dynamics and diversity patterns are influenced by dendritic network connectivity and species interactions. *Ecol. and Evol.*, 4: 1243-1254.
- SHEA, K. & CHESSON, P. (2002).— Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TREE*, 17: 170-176.
- SHIGESADA, N., KAWASAKI, K. & TERAMOTO, E. (1986).— Traveling periodic-waves in heterogeneous environments. *Theoret. Pop. Biol.*, 30: 143-160.
- SHULMAN, R.S. & CHASE, J.M. (2007).— Increasing isolation reduces predator: prey species richness ratios in aquatic food webs. *Oikos*, 116: 1581-1587.
- SIMBERLOFF, D. (2009).— The role of propagule pressure in biological invasions. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40: 81-102.
- SORTE, C.J.B., WILLIAMS S.L. & ZEREBECKI R.A. (2010).— Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology*, 91: 2198-2204.
- SPELFELD, E., SCHMIDTKE, A., GAEDKE, U. & WEITHOFF, G. (2010).— Productivity, herbivory, and species traits rather than diversity influence invasibility of experimental phytoplankton communities. *Oecologia*, 163: 997-1010.
- STACHOWICZ, J.J., TERWIN, J.R., WHITLATCH, R.B. & OSMAN R.W. (2002).— Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 99: 15497-15500.
- STEWART, R.I.A., DOSSENA, M., BOHAN, D.A., JEPPESEN, E., KORDAS, R.L., LEDGER, M.E., MEERHOFF, M., MOSS, B., MULDER, C., SHURIN, J.B., SUTTLE, B., THOMPSON, R., TRIMMER, M. & WOODWARD, G. (2013).— Mesocosm experiments as a tool for ecological climate-change research. Pp 71-181 in G. Woodward & E.J. Ogorman (eds). *Advances in ecological research: global change in multispecies systems, Pt 3*. Advances in Ecological Research. San Diego, Elsevier Academic Press Inc.
- STOHLGREN, T.J., JARNEVICH, C., CHONG, G.W. & EVANGELISTA, P.H. (2006).— Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia*, 78: 405-426.
- TAYLOR, C.M. & HASTINGS, A. (2005).— Allee effects in biological invasions. *Ecol. Lett.*, 8: 895-908.
- TILMAN, D. (1999).— The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 80: 1455-1474.
- TRAVIS, J.M.J., MUNKEMULLER, T., BURTON, O.J., BEST, A., DYTHAM, C. & JOHST, K. (2007).— Deleterious mutations can surf to high densities on the wave front of an expanding population. *Mol. Biol. Evol.*, 24: 2334-2343.
- VERCKEN, E., VINCENT, F., MAILLERET, L., RIS, N., TABONE, E. & FAUVERGUE, X. (2013).— Time-lag in extinction dynamics in experimental populations: evidence for a genetic Allee effect? *J. Anim. Ecol.*, 82: 621-631.
- VIVANT, A.L., GARMYN, D., MARON, P.A., NOWAK, V. & PIVETEAU, P. (2013).— Microbial diversity and structure are drivers of the biological barrier effect against listeria monocytogenes in soil. *Plos One*, 8.
- WEINIG, C. (2005).— Rapid evolutionary responses to selection in heterogeneous environments among agricultural and nonagricultural weeds. *Internat. J. Plant Sci.*, 166 :641-647.
- WIENS, J.J. & GRAHAM, C.H. (2005).— Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36: 519-539.
- WILSEY, B.J. & POLLEY, H.W. (2002).— Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecol. Lett.*, 5: 676-684.
- WITH, K.A. (2004).— Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. *Risk Analysis*, 24: 803-815.
- WITTEBOLLE, L., MARZORATI, M., CLEMENT, L., BALLOI, A., DAFFONCHIO, D., HEYLEN, K., DE VOS, P., VERSTRAETE, W. & BOON, N. (2009).— Initial community evenness favours functionality under selective stress. *Nature*, 458: 623-626.
- WITTMANN, M.J., METZLER, D., GABRIEL, W. & JESCHKE, J.M. (2014).— Decomposing propagule pressure: the effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos*, 123: 441-450.
- XIE, D., YU, D., YOU, W.H. & XIA, C.X. (2013).— The propagule supply, litter layers and canopy shade in the littoral community influence the establishment and growth of *Myriophyllum aquaticum*. *Biol. Invasions*, 15: 113-123.
- YAMAMICHI, M., YOSHIDA, T. & SASAKI, A. (2014).— Timing and propagule size of invasion determine its success by a time-varying threshold of demographic regime shift. *Ecology*, 95: 2303-2315.
- YOSHIDA, T., JONES, L.E., ELLNER, S.P., FUSSMANN, G.F. & HAIRSTON, N.G. (2003).— Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature*, 424: 303-306.



## VII. DISCUSSION GENERALE

Tout au long de ce manuscrit, nous avons pour objectif d'apporter des éléments de réponse à la problématique : Quel est l'impact de la structure spatiale de l'aire d'introduction sur l'établissement des populations introduites ? L'objectif de cette discussion générale est de revenir sur certains résultats forts issus des études présentées, pour mieux comprendre la relation entre les facteurs étudiés, les mécanismes impliqués, et le succès d'établissement. Nous reviendrons ensuite sur d'autres aspects liés à la problématique globale qui n'ont pas été abordés ici, pour finir sur les perspectives que ce travail pourrait ouvrir dans les stratégies d'introductions d'espèces.

### 1. Principaux résultats

#### *1.1. Les établissements, local et régional*

Tout au long de ce manuscrit, nous avons considéré deux échelles spatiales auxquelles il est possible d'étudier l'établissement. La première est locale, au niveau du site d'introduction seul. C'est le niveau auquel se placent Williamson et Fitter (1996) quand ils définissent l'objectif de l'établissement comme la formation d'une population autosuffisante. La deuxième, que nous allons appeler « régionale », correspond au site d'introduction et son environnement immédiat. C'est à cette échelle spatiale que peut se mettre en place une métapopulation, qui sera plus persistante dans le temps qu'une population seule. Nous avons vu que ces deux niveaux sont affectés par la dispersion des individus, mais de manière opposée. Une émigration trop importante d'individus depuis le site d'introduction peut faire échouer l'établissement au niveau local, tandis que cette même émigration va favoriser la

colonisation d'autres patchs dans le paysage qui va permettre la mise en place de la métapopulation.

La relation entre ces deux niveaux d'établissement est au centre du chapitre III. Nous avons mis en évidence l'existence d'un compromis entre les deux, qui dépend du niveau de connectivité du site d'introduction. Nous avons également montré que les deux n'étaient pour autant pas complètement exclusifs, et qu'un niveau intermédiaire de connectivité pouvait permettre à la fois la persistance de la population introduite initialement (l'établissement local) et la mise en place d'une métapopulation (l'établissement régional). De manière plus subtile, les autres résultats présentés dans le reste du manuscrit font aussi référence à un de ces deux niveaux d'établissement.

L'objectif du chapitre IV était de traiter de l'hétérogénéité de connexion entre les patchs du paysage de manière générale. Cependant, nous nous sommes en grande partie concentrés sur le cas particulier des hubs, qui ont la particularité d'être très bien connectés à l'ensemble du paysage. Nos résultats ont confirmé qu'ils augmentaient la vitesse des invasions, mais également qu'ils pouvaient diminuer la persistance du site d'introduction. En favorisant la dispersion des individus, le hub a donc un impact négatif sur l'établissement local, comme l'aurait un site d'introduction très connecté. Le chapitre V qui concerne la fragmentation de l'habitat favorable dans le paysage, est également en lien avec l'établissement régional. Dans les paysages peu fragmentés, nous avons observé que les individus parvenaient à former une métapopulation avec les patchs d'habitat favorable adjacents. Dans les paysages fragmentés en revanche, une forte dispersion depuis le site d'introduction va seulement créer des dynamiques de type source-puits. Les individus vont tout de même quitter le site d'introduction et ainsi réduire les chances d'établissement local. En revanche, ils vont disperser vers des habitats défavorables, qui ne peuvent accueillir que des populations avec des dynamiques très instables avec des risques d'extinction élevés. Par

conséquent, cette dispersion ne va pas avoir un impact positif sur l'établissement régional. S'ils parviennent à disperser sur une plus longue distance, ils peuvent éventuellement coloniser d'autres bons patches, mais puisqu'ils seront séparés par des mauvais patches, l'intensité des flux de dispersion sera moindre. Par conséquent, l'impact positif des dynamiques de métapopulation sera également diminué.

Dans tous les paysages spatialement structurés que nous avons étudiés, la question de l'établissement s'est donc posée aussi bien au niveau local que régional. Nous avons montré que les deux étaient intimement liés à la dispersion des individus, qui peut elle-même dépendre de la connectivité des patches. Nous allons maintenant voir plus en détails comment fonctionne cette relation.

## ***1.2. Le lien entre connectivité et dispersion***

Les résultats présentés dans le chapitre III indiquent que le compromis que nous avons mis en évidence entre les deux niveaux d'établissement ne dépend de la connectivité du site d'introduction que si celle-ci influence le taux de dispersion des individus. Pour comprendre cette relation, il faut tout d'abord bien identifier le rôle de la connectivité sur la dispersion.

Telle qu'elle est définie dans ce manuscrit, la connectivité peut être envisagée comme la perméabilité d'un patch à l'émigration : plus le patch est connecté au reste du paysage, plus les individus ont de possibilités de le quitter. Comme nous l'avons indiqué en introduction, la connectivité peut représenter de manière plus concrète la présence de barrières à la dispersion ou au contraire de corridors qui vont empêcher ou faciliter les déplacements depuis un patch vers les autres. Au sens de Calabrese et Fagan (2004), cette mesure est donc potentielle : c'est le comportement des individus par rapport à ces éléments du paysage qui va déterminer la propension des individus à réellement disperser. Nous avons considéré deux cas de dispersion dans ce manuscrit. Le premier est celui où les individus se répartissent a priori entre dispersants et non-dispersants, selon des critères biologiques. Dans ce cas, le taux de

dispersion est déterminé par ces proportions indépendamment, sans tenir compte de la connectivité. Dans le deuxième cas, la dispersion n'est pas un choix au préalable, les individus deviennent dispersants de manière stochastique. Tous les individus ont une même probabilité de disperser lorsqu'ils en ont l'opportunité, et le nombre d'opportunités est déterminé par la connectivité du patch. Les résultats de nos expériences tendent à confirmer que les trichogrammes ont, dans notre dispositif expérimental, un mode de dispersion proche de celui-ci. Dans les deux situations, il est possible de considérer une densité-dépendance du taux de dispersion. Dans le premier cas, on s'attend alors à ce que la proportion d'individus dispersants varie uniquement avec la densité de population. Dans le deuxième, le nombre d'opportunités de disperser reste dépendant de la connectivité du patch, c'est la tendance des individus à disperser quand ils en ont l'opportunité qui varie en fonction de la densité.

S'ils apportent des indications sur la manière dont la connectivité des patchs interagit avec la dispersion, et par conséquent l'établissement, ces deux modes de dispersion restent cependant très simples et assez caricaturaux. Il est possible d'imaginer tout un gradient de comportements de dispersion, ainsi qu'une évolution de ceux-ci durant l'invasion. Si la connectivité peut jouer un rôle sur la dispersion et la colonisation, nous avons identifié dans nos études tout un ensemble d'autres facteurs qui jouent également un rôle. Ci-dessous, nous allons les présenter et discuter de leur impact sur l'établissement, au niveau local comme régional.

### ***1.3. Les mécanismes derrière la colonisation***

La colonisation d'un patch peut se découper entre trois étapes successives : l'émigration des individus depuis leur population de départ, leur dispersion entre les patchs, et leur survie et reproduction dans le patch d'arrivée. Tous les mécanismes intervenant dans ces étapes vont impacter les chances qu'auront les individus de coloniser un nouveau patch, et donc l'établissement régional. En revanche, seuls ceux affectant la première étape (c'est-à-dire



l'émigration) vont également modifier la dynamique interne dans la population d'origine et donc le taux d'établissement au niveau local si le site source est le site d'introduction.

Dans le chapitre III, nous avons identifié la densité-dépendance de dispersion (positive et négative), ainsi que la stochasticité de dispersion, comme des mécanismes affectant l'émigration depuis les populations introduites. Les trois vont cependant avoir des impacts assez différents. La densité-dépendance positive de dispersion va diminuer le taux de dispersion moyen des individus à faible densité (Altwegg et al. 2013). On peut donc penser qu'elle va augmenter les chances d'établissement local, et ne diminuer l'établissement régional que lorsque la population dans le site d'introduction est petite. Elle va avoir un impact globalement bénéfique. La densité-dépendance négative va avoir l'effet inverse : augmenter la dispersion depuis les petites populations et diminuer celle depuis les grandes. On peut s'attendre à un effet très délétère de ce type de dispersion pour l'établissement local d'une petite population introduite, en particulier si elle est couplée à un mécanisme tel que l'effet Allee. On pourrait par exemple imaginer ce cas de figure chez la méliée du plantain (*Melitaea cinxia*), qui a tendance à quitter les patchs peu denses pour éviter les effet Allee (Kuussaari et al. 1998). Le dernier effet est celui de la stochasticité de dispersion, que nous avons identifiée comme jouant un rôle particulièrement important chez *T. chilonis* dans notre dispositif expérimental. Celle-ci ne modifie pas le taux de dispersion moyen des individus, mais seulement la variance du nombre effectif de migrants à une génération donnée dans les petites populations.

Nous avons identifié deux mécanismes influençant respectivement les deuxième et troisième étapes : la mortalité de dispersion et l'effet Allee. Le premier va éliminer des individus au cours de leur dispersion, tandis que le second va les empêcher de produire une descendance une fois un autre patch atteint. Bien que fonctionnant de manière très différente, nous avons vu, en particulier dans les chapitres III et V, que leur impact sur l'invasion était



globalement le même : ils empêchent des individus de se reproduire après la dispersion. Cela peut être en impactant directement leur fécondité, ce qui est par exemple le cas des effets Allee sur la recherche de partenaires sexuels (Gascoigne et al. 2009), ou en impactant leur survie, comme le font d'autres effets Allee (Gascoigne and Lipcius 2004) ou la mortalité de dispersion. Nos résultats montrent qu'il n'est pas aisé de déterminer lequel de ces deux mécanismes sous-tend les échecs de colonisation, à partir du moment où l'on considère la dispersion efficace, c'est-à-dire uniquement la dispersion des individus produisant une descendance après leur dispersion (Broquet and Petit 2009).

Si les mécanismes décrits ici affectent la colonisation du paysage, ils peuvent aussi aller jusqu'à modifier la progression des fronts d'invasion. Historiquement, l'effet Allee est l'exemple de référence pour expliquer les fronts d'invasion poussés (Stokes 1976, Lewis and Kareiva 1993, Roques et al. 2012). Dans le cadre de cette thèse, nous avons testé l'impact de quatre des mécanismes présentés ici sur la forme du front d'invasion. Trois d'entre eux – l'effet Allee, mais aussi la densité-dépendance positive de dispersion et la stochasticité de dispersion – généraient des fronts poussés. Seule la densité-dépendance négative de dispersion donnait clairement lieu à des fronts tirés. De plus, sachant que les impacts de l'effet Allee et de la mortalité de dispersion sur la colonisation sont très semblables, on peut supposer que cette dernière serait également susceptible de générer des fronts poussés. Expérimentalement, nous avons observé des fronts d'invasion poussés, ainsi que des extinctions de population à faible effectif. Ces deux phénomènes sont généralement associés à des effets Allee. Or, nous avons également montré, grâce à une expérience présentée en annexe de l'article 2, que *T. chilonis*, l'organisme utilisé dans nos expériences n'est pas sujet aux effets Allee dans notre système expérimental. Ce résultat suggère donc que d'autres mécanismes sont susceptibles de générer des dynamiques de populations invasives semblables. On peut alors se demander, quelle part des patterns attribués classiquement à l'effet Allee sont

réellement générés par ce mécanisme ? Quelle est sa véritable importance en biologie de l'invasion ? Nous allons tenter d'apporter des réponses à ces questions.

#### ***1.4. La fin de l'hégémonie de l'effet Allee ?***

L'effet Allee fait partie des mécanismes incontournables dans l'étude des petites populations, car il apporte une réponse simple et élégante à la question : pourquoi les petites populations ont-elles tendance à s'éteindre ? Il est initialement surtout utilisé dans le cadre de la conservation, où il complète le *small population paradigm*, un ensemble de facteurs identifiés par Caughley (1994) pour expliquer les extinctions à faible effectif. Cependant, il est susceptible de s'appliquer à toutes les petites populations, qu'elles soient en déclin ou en croissance. Il est donc logique de le retrouver également en biologie de l'invasion, où la question de la colonisation est absolument centrale, que ce soit pour l'établissement ou pour l'expansion. L'effet Allee est particulièrement attractif parce que son impact sur la dynamique des populations peut être écrit comme une relation déterministe entre la taille de la population et son taux de croissance (Courchamp et al. 2008). Il est donc extrêmement simple de l'inclure dans un modèle de population. C'est par exemple ce que nous avons fait dans certains travaux de cette thèse en l'adjoignant à un modèle de Ricker. Il permet de tenir compte de la tendance des petites populations à décliner, sans faire intervenir de stochasticité ou de mécanismes génétiques.

Son utilisation abondante dans la théorie sur la biologie de l'invasion (e.g. Dewhurst and Lutscher 2009, Balasuriya 2010, Pachevsky and Levine 2011, Kanarek et al. 2013, Potapov and Rajakaruna 2013) ferait presque oublier que l'effet Allee n'est pas observé de manière si courante dans la nature (Gregory et al. 2010). Il existe quelques exemples frappants, comme le bombyx disparate (Liebhold and Bascompte 2003, Robinet and Liebhold 2009, Vercken et al. 2011). Il est généralement dissocié en deux aspects : les effets Allee élémentaires, liés au comportement des individus, et l'effet Allee démographique, qui est la

densité-dépendance positive du taux de croissance des populations (Stephens et al. 1999). Or, peu d'études sur le sujet mettent en évidence les deux (Kramer et al. 2009). Il est important de souligner que les deux ne se rejoignent pas systématiquement : les effets Allee élémentaires ne se répercutent pas systématiquement sur la dynamique de population (Matter and Roland 2013). En effet, d'autres mécanismes, tels que la densité-dépendance négative du taux de croissance à cause de la compétition, peuvent masquer l'impact de l'effet Allee sur une composante de la fitness.

Si l'effet Allee n'est pas aussi courant en réalité, qu'est-ce qui peut être à l'origine des extinctions de petites populations et les échecs de colonisation en biologie de l'invasion ? Ci-dessous, nous allons parler d'un mécanisme particulièrement simple, qui ne dépend pas de processus biologiques spécifiques et qui est présent de manière systématique (et plus ou moins prononcée) dans les dynamiques de populations : la stochasticité démographique.

### ***1.5. La fin de l'hégémonie de l'effet Allee ?***

La stochasticité démographique est généralement invoquée de pair avec l'effet Allee comme l'un des mécanismes importants à l'origine de l'extinction des petites populations introduites (Grevstad 1999, Simberloff 2009). Dans les résultats du chapitre III, nous montrons ainsi que l'impact négatif de la connectivité sur l'établissement dans le site d'introduction est effectivement présent, même lorsque le seul mécanisme en jeu est la stochasticité démographique. Cependant, son impact ne se limite pas à un niveau local, la stochasticité joue un rôle encore plus important dans la colonisation du paysage, notamment par le biais de la stochasticité de dispersion. Or, le fonctionnement de ces deux types de stochasticité est extrêmement similaire, l'un s'appliquant à la dispersion, tandis que l'autre concerne la croissance de population.

La stochasticité démographique résulte de la nature discrète des événements de reproduction et de mort (Engen et al. 1998), tandis que la stochasticité de dispersion est issue

de la nature discrète des événements de dispersion. Lorsque le nombre d'individus dans une population diminue, elles augmentent la variabilité du taux de croissance de la population, et de son taux de dispersion respectivement. Dans une petite population, il peut y avoir des chances que, par hasard, aucun individu ne laisse de descendant. De la même manière, il est également possible que, par hasard, aucun individu ne disperse. Lorsque l'on s'intéresse à la colonisation, la stochasticité démographique sur le taux de croissance peut impacter la dispersion en diminuant la croissance des petites populations en avant du front (Snyder 2003). Nos résultats ont montré que la stochasticité de dispersion peut se rajouter à celle existante. Melbourne et Hastings (2008) parlent de ces deux types de stochasticités pour expliquer la variabilité très importante des invasions, où les populations introduites initialement, mais également les populations sur le front, sont de petite taille. Leur impact est alors prépondérant sur le déroulement de la colonisation d'un paysage.

L'impact de la stochasticité démographique durant les invasions biologiques est particulièrement important, plus même que dans d'autres contextes. Or, celle-ci n'est pas un mécanisme dépendant des caractéristiques de l'espèce ou du contexte étudiés : la stochasticité démographique est présente dès que le nombre d'individus est fini, ce qui est le cas des populations naturelles. Cependant, son impact peut devenir négligeable pour des tailles très importantes de populations, telles que l'on peut en voir chez les microorganismes. Giometto et al. (2014) mettent tout de même en évidence que les variations dans les progressions de fronts d'invasion observées chez le protozoaire *Tetrahymena sp* sont expliquées par la stochasticité démographique. Les résultats présentés dans cette thèse confirment bien que son impact ne peut pas être ignoré, et qu'elle peut même expliquer des phénomènes souvent attribués à des mécanismes déterministes, l'effet Allee en tête.



## 2. Au-delà de l'effectif

La relation entre structure spatiale du paysage et établissement qui est au centre de cette thèse repose sur une hypothèse majeure, qu'elle partage avec le concept de pression de propagule : les populations introduites ont des risques d'extinction d'autant plus élevés que leur effectif est faible. Les différents effets que nous avons mis en évidence dans nos études sont tous liés à un facteur constitutif de la pression de propagules selon la définition de Simberloff (2009) : le nombre d'individus introduits. L'interaction entre la connectivité du site d'introduction et la taille initiale de la population est même le sujet principal d'un des articles présentés dans ce manuscrit. Dans cette partie, nous allons aborder deux autres facteurs aussi liés à la pression de propagule qui, bien qu'ayant également un impact sur l'établissement, n'ont pas pu être abordés dans le cadre de cette thèse : la composition génétique de la population introduite et la répartition spatiale des introductions. Après avoir expliqué leur rôle dans l'établissement, nous chercherons à savoir s'ils sont également susceptibles d'interagir avec la structure spatiale de l'aire d'introduction.

### 2.1. *La composition génétique*

Si le nombre d'individus introduits est un aspect important pour prédire les chances d'établissement, c'est également parce qu'il va influencer la composition génétique de la population introduite. Des études mettent par exemple en évidence l'impact positif de la diversité génétique de la population initialement introduite sur l'établissement d'*Aquarius najas*, une araignée d'eau (Ahlroth et al. 2003) et de l'aleurode du tabac (Hufbauer et al. 2013). La propagule initiale représente un échantillonnage de la population d'origine des individus. Sa diversité génétique risque d'être d'autant plus faible que l'échantillon est petit ; c'est ce que l'on appelle un effet fondateur (Nei et al. 1975, Allendorf 1986). En moyenne, le manque de diversité tend à diminuer le potentiel adaptatif de la population introduite, c'est-à-



dire sa capacité à répondre aux pressions de sélection imposées par son nouvel environnement (Sakai et al. 2001). Même après cette réduction de diversité à l'introduction, la petite taille de la population introduite peut continuer à être délétère. Tout d'abord, elle peut entraîner l'érosion de la diversité allélique de la population par dérive génétique. Les variations aléatoires des fréquences alléliques, qui sont d'autant plus importantes que l'effectif est faible, peuvent entraîner la disparition d'allèles de la population (Kimura 1983). Ensuite, la petite taille de la population introduite favorise la dépression de consanguinité. Dans les petites populations, les chances que deux individus s'accouplant au hasard soient apparentés sont plus importantes que dans les grandes (Malécot 1969). Ces accouplements consanguins augmentent les risques d'expression d'éventuels allèles délétères récessifs qui peuvent impacter la fitness des individus introduits (Charlesworth and Willis 2009).

Puisque l'effectif de la population introduite a un impact sur sa composition en allèles, les effets de la structure spatiale du paysage sur la taille de la population vont également poser des problèmes d'ordre génétique. Par exemple, on peut supposer que la connectivité du site d'introduction va avoir un impact particulièrement négatif sur l'établissement local, car la réduction d'effectif consécutive à l'émigration locale va s'accompagner d'un appauvrissement en termes de diversité. Cependant, on peut aussi s'attendre à observer également des effets spécifiques à l'aspect génétique des individus. Tout d'abord, la dispersion des individus peut permettre aux individus de quitter le site d'introduction pour éviter de s'accoupler avec des apparentés (Szulkin and Sheldon 2008, Lebigre et al. 2010), et ainsi diminuer les risques de dépression de consanguinité au niveau local. Ensuite, au niveau régional, le type de front d'invasion peut impacter la composition génétique des populations dans les patches colonisés. Une colonisation en front tiré peut mener à une érosion de la diversité. Les allèles portés par les individus sur le front peuvent profiter de l'absence de compétition et être les seuls à se répandre durant la colonisation et être les seuls à se répandre dans le paysage. Ce phénomène

appelé *gene surfing* (Hallatschek and Nelson 2008) va créer des métapopulations avec une diversité génétique limitée. Un front d'invasion poussé va au contraire avoir tendance à conserver la totalité de la diversité génétique de la population initiale (Roques et al. 2012). Les individus sur le front ne pouvant pas progresser car leur effectif est trop faible, les individus situés dans le cœur de la population ont la possibilité de rejoindre le front avant qu'il ne progresse, et donc de maintenir une diversité plus importante dans les allèles présents.

L'impact de la structure spatiale concerne donc principalement la diversité génétique de la population introduite, que ce soit dans le site d'introduction initial ou dans les autres patches du paysage. Cependant, nous avons ici seulement considéré le cas où tous les individus proviennent d'une unique introduction initiale. On constate souvent que les introductions réussies d'espèces envahissantes sont issues d'introductions multiples (e.g. Durka et al. 2005, Ciosi et al. 2008, Marrs et al. 2008). L'apport de plusieurs propagules peut permettre de rétablir une diversité génétique importante dans l'aire envahie, même si chaque propagule est peu diversifiée (Dlugosch and Parker 2008). Ci-dessous, nous allons aborder l'impact de ces introductions multiples et de leur répartition spatiale.

## ***2.2. Les introductions multiples***

En introduction, nous avons insisté sur le fait que la pression de propagule ne se résume pas à un simple nombre d'individus introduits. En effet, il est également possible de tenir compte de sa composante spatiale [le nombre de propagules selon Simberloff (2009)], ainsi que de sa composante spatiale (la distribution des sites d'introductions). Le nombre d'introduction a été présenté comme pouvant favoriser (Drury et al. 2007, Wittmann et al. 2014) ou défavoriser (Mailleret and Lemesle 2009, Wittmann et al. 2014) l'établissement. Dans notre contexte d'environnement spatialement structuré, nous avons vu que la mise en place d'une métapopulation pouvait prendre du temps par rapport aux risques d'extinction locale du site d'introduction. D'une part, l'apport d'individus supplémentaire après leur

émigration permet de maintenir une densité plus importante dans le site d'introduction pendant que le reste du paysage est colonisé. D'autre part, si les propagules sont trop fractionnées, les individus restant dans le site d'introduction seront trop peu nombreux pour s'établir localement, mais les individus dispersants seront également trop peu nombreux pour coloniser et permettre un établissement régional.

La répartition spatiale des introductions en particulier, a été identifiée comme un facteur important pour l'établissement, même en milieu homogène. A une échelle spatiale réduite, certaines études suggèrent qu'il est préférable de concentrer les introductions, afin d'éviter les impacts négatifs des mécanismes touchant les petites populations, tels que l'effet Allee (Drury et al. 2007, Garnier et al. 2012, Kanarek et al. 2013). D'après ces résultats, les chances d'établissement de plusieurs introductions dépendent de la vitesse à laquelle les individus des différentes populations introduites sont capables de se rejoindre. Ceci indique que l'établissement pourrait donc être systématiquement favorisé par la connectivité. Dans un cas d'introduction unique, tous les individus sont initialement rassemblés en un seul point du paysage, et doivent coloniser d'autres patches pour assurer un établissement au niveau régional. Lors d'introductions multiples, il existe déjà plusieurs populations dans le paysage, la priorité est donc de créer des connexions entre ces populations pour former une métapopulation. Si l'on tient compte de l'hétérogénéité dans la qualité des patches du paysage, les introductions multiples deviennent particulièrement importantes. Multiplier les introductions augmente les chances qu'au moins une propagule soit introduite dans un habitat favorable. La répartition des introductions peut également interagir avec la fragmentation. Dans un habitat peu fragmenté au sens de Dewhurst et Lutscher (2009), où l'habitat est rassemblé en quelques blocs distants les uns des autres, les introductions multiples peuvent faciliter la colonisation. En effet, les individus dispersant vers un autre bloc d'habitat favorable ont davantage de chances de coloniser un patch dans un bloc lointain si d'autres individus issus d'une autre

introduction y sont déjà présents. Ces individus déjà présents dans le bloc sont susceptibles d'augmenter l'effectif dans le patch à coloniser, et donc d'augmenter leurs chances de surmonter un effet Allee.

A travers ces deux exemples, nous avons vu que la structure spatiale du paysage est susceptible d'interagir avec la pression de propagules via d'autres aspects que le seul nombre d'individus introduits. Ce travail de thèse ne fait très certainement qu'effleurer la surface de la question beaucoup plus large de l'impact de la structure de l'aire d'introduction. Au-delà de leur intérêt fondamental, les connaissances sur le sujet permettraient-elles vraiment à terme d'améliorer les stratégies d'introduction ? Nous allons tenter de répondre à cette question ci-dessous.

### **3. Quelles perspectives pour les introductions ?**

Les résultats que nous avons obtenus confirment que la structure spatiale de l'environnement est un facteur important pour prédire l'établissement des populations introduites. Pourtant, il n'est encore que très rarement envisagé en pratique, pour prévoir le devenir des introductions fortuites, ou volontaires. A moyen ou long terme, le développement d'outils d'aide à la décision pour favoriser ou défavoriser l'établissement d'espèces est-il envisageable ? Quels sont les obstacles associés, et sont-ils surmontables ? Nous allons tenter d'apporter des réponses à ces questions dans cette partie.

#### ***3.1. Ces facteurs sont-ils suffisamment généraux ?***

La première question que l'on peut se poser est de savoir si les facteurs que nous avons identifiés sont suffisamment généraux pour qu'il soit intéressant de les prendre en compte de manière systématique. Les facteurs identifiés comme ayant un impact sur l'introduction sont nombreux, mais beaucoup d'entre eux sont trop spécifiques pour être



utilisés de manière générale (Mack et al. 2000). Inversement, d'autres, comme la pression de propagule, ont un impact quasi-systématique (Colautti et al. 2006). La première étape consiste donc à savoir si la structure spatiale du paysage fait partie de la première ou la deuxième catégorie. Nos modèles avaient explicitement pour but d'être généraux et non de correspondre à la biologie d'une espèce en particulier. Les effets que nous avons identifiés ne sont pas liés à des espèces précises mais à des caractéristiques, telles que la stratégie de dispersion, la densité-dépendance de dispersion ou la sensibilité à des effets Allee. De plus, nous avons montré que certains effets apparaissaient même quand on tenait compte uniquement de la stochasticité apparaissant dans les petites populations composées d'un petit nombre d'individus. Par conséquent, on peut penser que la structure spatiale du paysage peut être envisagée comme facteur prédictif de l'établissement des espèces introduites de manière générale. Elle est particulièrement intéressante à prendre en compte pour améliorer l'efficacité des introductions volontaires, où les caractéristiques de l'espèce dont on cherche l'établissement sont connues. Cependant, le développement de stratégies d'introduction basées sur la prise en compte de la structure spatiale de l'environnement est-il vraiment une possibilité crédible ? Nous allons discuter de deux freins à la mise en place de telles méthodes.

### ***3.2. Comment estimer la structure du paysage ?***

Si l'on suppose que la structure du paysage est effectivement un bon facteur à prendre en compte pour prédire l'établissement, encore faut-il arriver à la mesurer. L'utilisation des modèles de réseaux semble être une approche intéressante. Dans le chapitre IV, nous avons volontairement utilisé des réseaux très simples, uniquement pour tenir compte de la structure spatiale des patches. Cependant, il existe des réseaux plus complexes, qui tiennent compte de l'hétérogénéité entre les nœuds (par exemple dans leur qualité, ce que nous avons fait dans le chapitre V), mais également entre les arêtes (Barrat et al. 2004). Dans les réseaux dirigés (*directed*) par exemple, aller d'un nœud  $i$  à un nœud  $j$  est différent d'aller d'un nœud  $j$  à un



noeud  $i$ . Dans un paysage, cela peut se traduire par une connexion où le mouvement est directionnel, comme par exemple un cours d'eau (Schick and Lindley 2007). Les réseaux permettent de synthétiser un grand nombre d'informations quant à la structure du paysage. Ils peuvent être utilisés pour caractériser les patchs et leurs connexions, à conditions de connaître la manière dont les individus dispersent réellement entre ces patchs.

Déterminer comment se déroulera la dispersion entre les patchs peut être complexe en biologie de l'invasion car nous nous plaçons avant l'introduction des individus. Il est donc impossible d'estimer des flux de dispersion entre les patchs directement sur le terrain. Même lorsque les populations existent déjà dans le paysage, l'identification précise des connexions au sein d'un réseau peut être complexe. C'est le cas par exemple de Kininmonth et al. (2010), qui, pour construire un réseau pour décrire les déplacements de stades juvéniles de poissons au sein de la grande barrière de corail, ont dû avoir recours à des simulations hydrodynamiques des courants marins. Le problème de l'identification des connexions est parfois contourné en considérant que les connexions existent entre les patchs suffisamment proches (e.g. Urban and Keitt 2001, Bodin and Saura 2010). Cette méthode semble toutefois pouvoir être affinée, en connaissant au préalable les comportements de dispersion des individus. Cela peut être fait pour les introductions volontaires, si la biologie de l'espèce est bien connue. En ce qui concerne la prévention contre les introductions fortuites, l'estimation des voies de dispersion des individus semble plus hasardeuse, à moins encore que l'on connaisse précisément les caractéristiques de l'espèce envahissante ciblée.

### ***3.3. Peut-on manipuler la structure du paysage ?***

Même une fois la structure spatiale de l'aire d'introduction connue, un dernier obstacle s'impose : comment utiliser cette information ? Dans certains contextes, il, doit être possible de modifier la structure du paysage lui-même pour influencer l'établissement. Deux méthodes d'action semblent possibles ici. La première, et possiblement la plus difficile à mettre en place,

est de modifier la structure de l'environnement pour modifier les chances d'établissement. Dans un contexte agricole par exemple, les haies et bocages peuvent représenter des barrières à la dispersion pour certaines espèces (Lovei et al. 1998, Wratten et al. 2003), qui vont donc impacter la connectivité au sein du paysage. La fragmentation a également été proposée pour contrôler les invasions. Alofs et Fowler (2010) mettent par exemple en évidence un impact positif de la fragmentation sur la propagation de *Bothriochloa ischaemum*, une poacée invasive aux Etats-Unis. Zurlini et al. (2013) vont plus loin et proposent de structurer spatialement les perturbations anthropiques dans la région des Apulies en Italie, afin de lutter contre les invasions biologiques. Une solution moins radicale serait de modifier la manière d'introduire les individus plutôt que le paysage lui-même. Les résultats de nos études ont démontré l'importance des caractéristiques du site d'introduction initial sur l'établissement. Aux vues de nos résultats par exemple, des stratégies simples telles que l'introduction d'individus dans des sites partiellement isolés pourrait augmenter les chances d'établissement des individus introduits, même si cela se fait au prix d'une perte de vitesse dans leur propagation ensuite.

## 4. Conclusion

Si la pression de propagule est souvent regardée comme l'un des déterminants principaux de l'établissement des populations introduites, la question posée se limite généralement au nombre d'individus introduits, alors que la question de la manière dont ils sont introduits va tout autant influencer la dynamique des populations introduites. Nous avons cherché ici à mettre en valeur l'influence de la structuration spatiale de l'aire d'introduction sur le devenir d'une population introduite.

Dans un environnement spatialement structuré, la dispersion des individus a un impact majeur sur la persistance des populations introduites, au même titre que leur dynamique

interne. Les résultats que nous présentons dans cette thèse mettent en évidence la manière dont les deux vont être influencées par la structure spatiale du paysage. Dans un premier temps, nous avons mis en évidence l'impact de la connectivité du site d'introduction qui, en impactant la dispersion, va modifier le succès d'établissement, au niveau local comme au niveau du paysage entier. Ensuite, nous avons montré l'importance de tenir compte de la structure de l'ensemble de l'aire d'introduction. La manière dont sont connectés les patches et la manière dont est répartie la ressource dans le paysage vont toutes les deux impacter aussi bien les chances d'établissement que la vitesse de colonisation. Enfin, nous avons vu que les mécanismes liés à la dynamique des populations et à la dispersion des individus sont susceptibles de modifier les fronts de progression de l'invasion, qui vont également avoir un impact sur l'établissement et la colonisation.

Les résultats de nos études soulignent également le rôle prépondérant de la stochasticité dans l'étude des invasions. Si la littérature théorique abondante obtenue à partir de modèles déterministes a permis d'élargir les connaissances concernant les facteurs impactant le déroulement des invasions, la variabilité très importante existant dans les dynamiques des petites populations invasives a un impact sur le résultat d'une invasion, et doit également être considérée.

Ce travail a permis de mettre en lumière l'importance de la prise en compte de l'aire d'introduction dans la prédiction du déroulement des introductions biologiques. Cependant, Les résultats que nous avons obtenus sont susceptibles d'ouvrir de nouvelles pistes. Sur le plan fondamental, les effets que nous avons mis en évidence sont assez généraux, et il pourrait être intéressant de tester les interactions entre la structure spatiale du paysage et des caractères des espèces. Sur un plan plus appliqué, l'utilisation de la caractérisation du paysage pour améliorer les stratégies d'introduction volontaires semble être une piste également intéressante à développer.

## VIII. BIBLIOGRAPHIE

- Ahlroth, P., R. V. Alatalo, A. Holopainen, T. Kumpulainen, and J. Suhonen. 2003. Founder population size and number of source populations enhance colonization success in waterstriders. *Oecologia* 137:617-620.
- Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt. 1949. Principles of animal ecology. Saunders Co., Philadelphia.
- Allendorf, F. W. 1986. Genetic Drift and the Loss of Alleles Versus Heterozygosity. *Zoo Biology* 5:181-190.
- Alofs, K. M. and N. L. Fowler. 2010. Habitat fragmentation caused by woody plant encroachment inhibits the spread of an invasive grass. *Journal of Applied Ecology* 47:338-347.
- Altwegg, R., Y. C. Collingham, B. Erni, and B. Huntley. 2013. Density-dependent dispersal and the speed of range expansions. *Diversity and Distributions* 19:60-68.
- Armstrong, D. P. and P. J. Seddon. 2008. Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23:20-25.
- Aukema, J. E., B. Leung, K. Kovacs, C. Chivers, K. O. Britton, J. Englin, S. J. Frankel, R. G. Haight, T. P. Holmes, A. M. Liebhold, D. G. McCullough, and B. Von Holle. 2011. Economic Impacts of Non-Native Forest Insects in the Continental United States. *Plos One* 6.
- Badham, J. and R. Stocker. 2010. The impact of network clustering and assortativity on epidemic behaviour. *Theoretical Population Biology* 77:71-75.
- Baguette, M. and H. Van Dyck. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22:1117-1129.
- Balasuriya, S. 2010. Invasions with density-dependent ecological parameters. *Journal of Theoretical Biology* 266:657-666.
- Barrat, A., M. Barthélemy, R. Pastor-Satorras, and A. Vespignani. 2004. The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:3747-3752.
- Bartoszek, J. and K. R. Greenwald. 2009. A Population Divided: Railroad Tracks as Barriers to Gene Flow in an Isolated Population of Marbled Salamanders (*Ambystoma opacum*). *Herpetological Conservation and Biology* 4:191-197.
- Beier, P. and R. F. Noss. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12:1241-1252.
- Bilde, T., A. A. Maklakov, and N. Schilling. 2007. Inbreeding avoidance in spiders: evidence for rescue effect in fecundity of female spiders with outbreeding opportunity. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1237-1242.
- Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarosik, J. R. U. Wilson, and D. M. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26:333-339.
- Bodin, O. and S. Saura. 2010. Ranking individual habitat patches as connectivity providers: Integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling* 221:2393-2405.
- Broquet, T. and E. J. Petit. 2009. Molecular Estimation of Dispersal for Ecology and Population Genetics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40:193-216.



- Brown, J. H. and A. Kodric-Brown. 1977. Turnover Rates in Insular Biogeography - Effect of Immigration on Extinction. *Ecology* 58:445-449.
- Brown, J. H. and D. F. Sax. 2004. An essay on some topics concerning invasive species. *Austral Ecology* 29:530-536.
- Calabrese, J. M. and W. F. Fagan. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:529-536.
- Cameron, P. J., R. L. Hill, J. Bain, and W. P. Thomas. 1993. Analysis of Importations For Biological Control of Insects Pests and Weeds in New-Zealand. *Biocontrol Science and Technology* 3:387-404.
- Cantwell, M. D. and R. T. T. Forman. 1993. Landscape Graphs - Ecological Modeling with Graph-Theory to Detect Configurations Common to Diverse Landscapes. *Landscape Ecology* 8:239-255.
- Caswell, H., R. Lensink, and M. G. Neubert. 2003. Demography and dispersal: Life table response experiments for invasion speed. *Ecology* 84:1968-1978.
- Catford, J. A., R. Jansson, and C. Nilsson. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15:22-40.
- Caughley, G. 1994. Directions in Conservation Biology. *Journal of Animal Ecology* 63:215-244.
- Charlesworth, D. and J. H. Willis. 2009. Fundamental Concepts in Genetics : The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* 10:783-796.
- Ciosi, M., N. J. Miller, K. S. Kim, R. Giordano, A. Estoup, and T. Guillemaud. 2008. Invasion of Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera*: multiple transatlantic introductions with various reductions of genetic diversity. *Molecular Ecology* 17:3614-3627.
- Colautti, R. I., I. A. Grigorovich, and H. J. MacIsaac. 2006. Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8:1023-1037.
- Colautti, R. I. and H. J. MacIsaac. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10:135-141.
- Colautti, R. I. and D. M. Richardson. 2009. Subjectivity and flexibility in invasion terminology: too much of a good thing? *Biological Invasions* 11:1225-1229.
- Cosentino, B. J., R. L. Schooley, and C. A. Phillips. 2011. Spatial connectivity moderates the effect of predatory fish on salamander metapopulation dynamics. *Ecosphere* 2.
- Courchamp, F., J. Gascoigne, and L. Berec. 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Courchamp, F., B. Grenfell, and T. Clutton-Brock. 1999. Population dynamics of obligate cooperators. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 266:557-563.
- Cushing, J., R. Costantino, B. Dennis, R. A. Desharnais, and S. M. Henson. 2003. *Chaos in ecology*. Academic: Amsterdam.
- Davis, M. and K. Thompson. 2001. Invasion terminology: should ecologists define their terms differently than others? No, not if we want to be of any help! *Bulletin of the Ecological Society of America* 82:206.
- Davis, M. A., J. P. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534.
- Dewhurst, S. and F. Lutscher. 2009. Dispersal in heterogeneous habitats: thresholds, spatial scales, and approximate rates of spread. *Ecology* 90:1338-1345.
- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7:129-146.



- Dlugosch, K. M. and I. M. Parker. 2008. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* 17:431-449.
- Drake, J. M. 2005. Density-dependent demographic variation determines extinction rate of experimental populations. *Plos Biology* 3:1300-1304.
- Drake, J. M. and B. D. Griffen. 2009. Speed of expansion and extinction in experimental populations. *Ecology Letters* 12:772-778.
- Drake, J. M. and D. M. Lodge. 2004. Effects of environmental variation on extinction and establishment. *Ecology Letters* 7:26-30.
- Drake, J. M. and D. M. Lodge. 2006. Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: Risk analysis for biological invasions. *Biological Invasions* 8:365-375.
- Drake, J. M., J. Shapiro, and B. D. Griffen. 2011. Experimental demonstration of a two-phase population extinction hazard. *Journal of the Royal Society Interface* 8:1472-1479.
- Drury, K. L. S., J. M. Drake, D. M. Lodge, and G. Dwyer. 2007. Immigration events dispersed in space and time: Factors affecting invasion success. *Ecological Modelling* 206:63-78.
- Duncan, R. P., T. M. Blackburn, S. Rossinelli, and S. Bacher. 2014. Quantifying invasion risk: the relationship between establishment probability and founding population size. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1255-1263.
- Durka, W., O. Bossdorf, D. Prati, and H. Auge. 2005. Molecular evidence for multiple introductions of garlic mustard (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) to North America. *Molecular Ecology* 14:1697-1706.
- Edeline, E., P. Lambert, C. Rigaud, and P. Elie. 2006. Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 331:217-225.
- Eggleton, P. and K. J. Gaston. 1990. "Parasitoid" Species and Assemblages - Convenient Definitions or Misleading Compromise. *Oikos* 59:417-421.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology Of Invasions By Animals And Plants*. Methuen & Co LTD, London.
- Enfjall, K. and O. Leimar. 2005. Density-dependent dispersal in the Glanville fritillary, *Melitaea cinxia*. *Oikos* 108:465-472.
- Engen, S., O. Bakke, and A. Islam. 1998. Demographic and environmental stochasticity - Concepts and definitions. *Biometrics* 54:840-846.
- Estrada, E. and O. Bodin. 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications* 18:1810-1825.
- Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61:603-610.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Fauvergue, X., E. Vercken, T. Malausa, and R. Hufbauer. 2012. The biology of small, introduced populations, with special reference to biological control. *Evolutionary Applications*.
- Floerl, O., G. J. Inglis, K. Dey, and A. Smith. 2009. The importance of transport hubs in stepping-stone invasions. *Journal of Applied Ecology* 46:37-45.
- Fowler, S. V., P. Syrett, and R. L. Hill. 2000. Success and safety in the biological control of environmental weeds in New Zealand. *Austral Ecology* 25:553-562.
- Freeman, L. C. 1979. Centrality in Social Networks Conceptual Clarification. *Social Networks* 1:215-239.
- Garcia-Diaz, P., J. V. Ross, C. Ayres, and P. Cassey. 2015. Understanding the biological invasion risk posed by the global wildlife trade: propagule pressure drives the

- introduction and establishment of Nearctic turtles. *Global Change Biology* 21:1078-1091.
- Garnier, J., L. Roques, and F. Hamel. 2012. Success rate of a biological invasion in terms of the spatial distribution of the founding population. *Bulletin of Mathematical Biology* 74:453-473.
- Gascoigne, J., L. Berec, S. Gregory, and F. Courchamp. 2009. Dangerously few liaisons: a review of mate-finding Allee effects. *Population Ecology* 51:355-372.
- Gascoigne, J. C. and R. N. Lipcius. 2004. Allee effects driven by predation. *Journal of Applied Ecology* 41:801-810.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*, by G. F. Gause. The Williams & Wilkins company, Baltimore.
- Giometto, A., A. Rinaldo, F. Carrara, and F. Altermatt. 2014. Emerging predictable features of replicated biological invasion fronts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:297-301.
- Goodwin, B. J. and L. Fahrig. 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* 99:552-570.
- Gregory, S. D., C. J. A. Bradshaw, B. W. Brook, and F. Courchamp. 2010. Limited evidence for the demographic Allee effect from numerous species across taxa. *Ecology* 91:2151-2161.
- Grevstad, F. 1999. Experimental Invasions Using Biological Control Introductions: The Influence of Release Size on the Chance of Population Establishment. *Biological Invasions* 1:313-323.
- Gurevitch, J., G. A. Fox, G. M. Wardle, Inderjit, and D. Taub. 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters* 14:407-418.
- Gustafson, E. J. and R. H. Gardner. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77:94-107.
- Haddad, N. M., D. R. Bowne, A. Cunningham, B. J. Danielson, D. J. Levey, S. Sargent, and T. Spira. 2003. Corridor use by diverse taxa. *Ecology* 84:609-615.
- Hall, R. W. and L. E. Ehler. 1979. Rate of establishment of natural enemies in classical biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 25:280-282.
- Hallatschek, O. and D. R. Nelson. 2008. Gene surfing in expanding populations. *Theoretical Population Biology* 73:158-170.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49.
- Hanski, I. and O. E. Gaggiotti. 2004. *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Academic Press, San Diego.
- Hanski, I. and M. Gilpin. 1991. Metapopulation Dynamics : Brief History and Conceptual Domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:3-16.
- Hastings, A., K. Cuddington, K. F. Davies, C. J. Dugaw, S. Elmendorf, A. Freestone, S. Harrison, M. Holland, J. Lambrinos, U. Malvadkar, B. A. Melbourne, K. Moore, C. Taylor, and D. Thomson. 2005. The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters* 8:91-101.
- Hayes, F. E. and J. A. N. Sewlal. 2004. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography* 31:1809-1818.
- Hayes, K. R., R. Cannon, K. Neil, and G. Inglis. 2005. Sensitivity and cost considerations for the detection and eradication of marine pests in ports. *Marine Pollution Bulletin* 50:823-834.



- Heg, D., Z. Heg-Bachar, L. Brouwer, and M. Taborsky. 2008. Experimentally induced helper dispersal in colonially breeding cooperative cichlids. *Environmental Biology of Fishes* 83:191-206.
- Heimpel, G. E. and M. K. Asplen. 2011. A 'Goldilocks' hypothesis for dispersal of biological control agents. *Biocontrol* 56:441-450.
- Hufbauer, R. A., A. Rutschmann, B. Serrate, H. V. de Conchard, and B. Facon. 2013. Role of propagule pressure in colonization success: disentangling the relative importance of demographic, genetic and habitat effects. *Journal of Evolutionary Biology* 26:1691-1699.
- Hui, C., N. Roura-Pascual, L. Brotons, R. A. Robinson, and K. L. Evans. 2012. Flexible dispersal strategies in native and non-native ranges: environmental quality and the 'good-stay, bad-disperse' rule. *Ecography* 35:1024-1032.
- Hulme, P. E. 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* 46:10-18.
- Jenerette, G. D. and W. J. Shen. 2012. Experimental landscape ecology. *Landscape Ecology* 27:1237-1248.
- Jonsen, I. D., R. S. Bouchier, and J. Roland. 2007. Influence of dispersal, stochasticity, and an Allee effect on the persistence of weed biocontrol introductions. *Ecological Modelling* 203:521-526.
- Jonsen, I. D. and P. D. Taylor. 2000. Fine-scale movement behaviors of calopterygid damselflies are influenced by landscape structure: an experimental manipulation. *Oikos* 88:553-562.
- Kanarek, A., C. Webb, M. Barfield, and R. Holt. 2013. Allee effects, aggregation, and invasion success. *Theoretical Ecology* 6:153-164.
- Kean, J. M. and N. D. Barlow. 2000. Effects of dispersal on local population increase. *Ecology Letters* 3:479-482.
- Keitt, T. H., M. A. Lewis, and R. D. Holt. 2001. Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *American Naturalist* 157:203-216.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman, and P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417:636-638.
- Kimura, M. 1983. Rare Variant Alleles in the Light of the Neutral Theory. *Molecular Biology and Evolution* 1:84-93.
- Kindlmann, P. and F. Burel. 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* 23:879-890.
- Kininmonth, S. J., G. De'ath, and H. P. Possingham. 2010. Graph theoretic topology of the Great but small Barrier Reef world. *Theoretical Ecology* 3:75-88.
- Koch, R. L. 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of insect science* (Online) 3:32-32.
- Kolar, C. S. and D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16:199-204.
- Kramer, A. M., B. Dennis, A. M. Liebhold, and J. M. Drake. 2009. The evidence for Allee effects. *Population Ecology* 51:341-354.
- Kuussaari, M., I. Saccheri, M. Camara, and I. Hanski. 1998. Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *Oikos* 82:384-392.
- LaMana, M. L. and J. C. Miller. 1996. Field observations on *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) in Oregon. *Biological Control* 6:232-237.
- Lambdon, P. W., P. Pysek, C. Basnou, M. Hejda, M. Arianoutsou, F. Essl, V. Jarosik, J. Pergl, M. Winter, P. Anastasiu, P. Andriopoulos, I. Bazos, G. Brundu, L. Celesti-Grapow, P. Chassot, P. Delipetrou, M. Josefsson, S. Kark, S. Klotz, Y. Kokkoris, I. Kuhn, H.

- Marchante, I. Perglova, J. Pino, M. Vila, A. Zikos, D. Roy, and P. E. Hulme. 2008. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia* 80:101-149.
- Lande, R. 1993. Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. *American Naturalist* 142:911-927.
- Lande, R., S. Engen, and B.-E. Sæther. 2003. Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford University Press.
- Larson, B. M. H. 2005. The war of the roses: demilitarizing invasion biology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:495-500.
- Lebigre, C., R. V. Alatalo, and H. Siitari. 2010. Female-biased dispersal alone can reduce the occurrence of inbreeding in black grouse (*Tetrao tetrix*). *Molecular Ecology* 19:1929-1939.
- Levine, J. M., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975-989.
- Levine, J. M. and C. M. D'Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87:15-26.
- Levins, R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the ESA* 15:237-240.
- Lewis, M. A. and P. Kareiva. 1993. Allee Dynamics and the Spread of Invading Organisms. *Theoretical Population Biology* 43:141-158.
- Liebholt, A. and J. Bascombe. 2003. The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters* 6:133-140.
- Liermann, M. and R. Hilborn. 2001. Depensation: evidence, models and implications. *Fish and Fisheries* 2:33-58.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20:223-228.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. M. Blackburn. 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* 15:904-910.
- Lounibos, L. P. 2002. Invasions by insect vectors of human disease. *Annual Review of Entomology* 47:233-266.
- Lovei, G. L., A. Macleod, and J. M. Hickman. 1998. Dispersal and effects of barriers on the movement of the New Zealand hover fly *Melanostoma fasciatum* (Dipt., Syrphidae) on cultivated land. *Journal of Applied Entomology* 122:115-120.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710.
- Mailleret, L. and V. Lemesle. 2009. A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Philosophical Transactions of the Royal Society a-Mathematical Physical and Engineering Sciences* 367:4779-4799.
- Malécot, G. 1969. Consanguinité panmictique et consanguinité systématique (Coefficients de wright et de malécot). Pages 237-242 in *Annales de génétique et de sélection animale*. EDP Sciences.
- Marrs, R. A., R. Sforza, and R. A. Hufbauer. 2008. Evidence for multiple introductions of *Centaurea stoebe micranthos* (spotted knapweed, Asteraceae) to North America. *Molecular Ecology* 17:4197-4208.



- Matter, S. F. and J. Roland. 2013. Mating failure of female *Parnassius smintheus* butterflies: a component but not a demographic Allee effect. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 146:93-102.
- Matthysen, E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28:403-416.
- Melbourne, B. A., H. V. Cornell, K. F. Davies, C. J. Dugaw, S. Elmendorf, A. L. Freestone, R. J. Hall, S. Harrison, A. Hastings, M. Holland, M. Holyoak, J. Lambrinos, K. Moore, and H. Yokomizo. 2007. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters* 10:77-94.
- Melbourne, B. A. and A. Hastings. 2008. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature* 454:100-103.
- Melbourne, B. A. and A. Hastings. 2009. Highly Variable Spread Rates in Replicated Biological Invasions: Fundamental Limits to Predictability. *Science* 325:1536-1539.
- Memmott, J., P. G. Craze, H. M. Harman, P. Syrett, and S. V. Fowler. 2005. The effect of propagule size on the invasion of an alien insect. *Journal of Animal Ecology* 74:50-62.
- Merriam, G. 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. *in* Methodology in landscape ecological research and planning: proceedings, 1st seminar, International Association of Landscape Ecology, Roskilde, Denmark, Oct 15-19, 1984/eds. J. Brandt, P. Agger. Roskilde, Denmark: Roskilde University Centre, 1984.
- Metzger, J. P. and H. Decamps. 1997. The structural connectivity threshold: An hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 18:1-12.
- Minor, E. S. and D. L. Urban. 2007. Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning. *Ecological Applications* 17:1771-1782.
- Minor, E. S. and D. L. Urban. 2008. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology* 22:297-307.
- Miura, K., S. Matsuda, and M. Kobayashi. 1994. Discrimination Between Parasitized and Unparasitized Hosts in an Egg Parasitoid, *Trichogramma chilonis* Ishii (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Applied Entomology and Zoology* 29:317-322.
- Moilanen, A. and I. Hanski. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos* 95:147-151.
- Montoya, J. M. and R. V. Sole. 2002. Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology* 214:405-412.
- Mooring, M. S., T. A. Fitzpatrick, T. T. Nishihira, and D. D. Reisig. 2004. Vigilance, predation risk, and the allee effect in desert bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management* 68:519-532.
- Moran, V. C., J. H. Hoffmann, and H. G. Zimmermann. 2005. Biological control of invasive alien plants in South Africa: necessity, circumspection, and success. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:77-83.
- Nei, M., T. Maruyama, and R. Chakraborty. 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*:1-10.
- Neubert, M. G. and H. Caswell. 2000. Demography and Dispersal: Calculation and Sensitivity Analysis of Invasion Speed for Structured Populations. *Ecology* 81:1613-1628.
- Nunes, S., T. R. Duniec, S. A. Schweppe, and K. E. Holekamp. 1999. Energetic and endocrine mediation of natal dispersal behavior in Belding's ground squirrels. *Hormones and Behavior* 35:113-124.
- Okubo, A. 1980. Diffusion and ecological problems: mathematical Models. Springer-Verlag Berlin.



- Olson, C. A., K. H. Beard, D. N. Koons, and W. C. Pitt. 2012. Detection probabilities of two introduced frogs in Hawaii: implications for assessing non-native species distributions. *Biological Invasions* 14:889-900.
- Ovaskainen, O. 2002. Long-term persistence of species and the SLOSS problem. *Journal of Theoretical Biology* 218:419-433.
- Pachepsky, E. and J. M. Levine. 2011. Density Dependence Slows Invader Spread in Fragmented Landscapes. *American Naturalist* 177:18-28.
- Pagad, S., P. Genovesi, L. Carnevali, R. Scalera, and M. Clout. 2015. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group: invasive alien species information management supporting practitioners, policy makers and decision takers.
- Parlato, E. H. and D. P. Armstrong. 2013. Predicting post-release establishment using data from multiple reintroductions. *Biological Conservation* 160:97-104.
- Paulitz, T. C. and R. R. Belanger. 2001. Biological control in greenhouse systems. *Annual Review of Phytopathology* 39:103-133.
- Penone, C., N. Machon, R. Julliard, and I. Le Viol. 2012. Do railway edges provide functional connectivity for plant communities in an urban context? *Biological Conservation* 148:126-133.
- Piessens, K., O. Honnay, K. Nackaerts, and M. Hermy. 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? *Journal of Biogeography* 31:1683-1692.
- Potapov, A. and H. Rajakaruna. 2013. Allee threshold and stochasticity in biological invasions: Colonization time at low propagule pressure. *Journal of Theoretical Biology* 337:1-14.
- Pratt, S. C., E. B. Mallon, D. J. T. Sumpter, and N. R. Franks. 2002. Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albigipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:117-127.
- Proulx, S. R., D. E. L. Promislow, and P. C. Phillips. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 20:345-353.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, Sinks, and Population Regulation. *American Naturalist* 132:652-661.
- Pulliam, H. R. and B. J. Danielson. 1991. Sources, Sinks, and Habitat Selection - a Landscape Perspective on Population Dynamics. *American Naturalist* 137:S50-S66.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 11:559-623.
- Riley, S. P. D., J. P. Pollinger, R. M. Sauvajot, E. C. York, C. Bromley, T. K. Fuller, and R. K. Wayne. 2006. A southern California freeway is a physical and social barrier to gene flow in carnivores. *Molecular Ecology* 15:1733-1741.
- Robinet, C. and A. M. Liebhold. 2009. Dispersal polymorphism in an invasive forest pest affects its ability to establish. *Ecological Applications* 19:1935-1943.
- Rodriguez-Freire, M. and R. Crecente-Maseda. 2008. Directional connectivity of wolf (*Canis lupus*) populations in northwest Spain and anthropogenic effects on dispersal patterns. *Environmental Modeling & Assessment* 13:35-51.
- Roques, L., J. Garnier, F. Hamel, and E. K. Klein. 2012. Allee effect promotes diversity in traveling waves of colonization. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:8828-8833.

- Rueness, E. K., N. C. Stenseth, M. O'Donoghue, S. Boutin, H. Ellegren, and K. S. Jakobsen. 2003. Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx. *Nature* 425:69-72.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson, and S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:305-332.
- Schick, R. S. and S. T. Lindley. 2007. Directed connectivity among fish populations in a riverine network. *Journal of Applied Ecology* 44:1116-1126.
- Schreiber, S. J. and J. O. Lloyd-Smith. 2009. Invasion Dynamics in Spatially Heterogeneous Environments. *American Naturalist* 174:490-505.
- Schwarz, A. and K. Jax. 2011. Etymology and Original Sources of the Term "Ecology". Pages 145-147 in A. Schwarz and K. Jax, editors. *Ecology Revisited*. Springer Netherlands.
- Seddon, P. J., D. P. Armstrong, and R. F. Maloney. 2007. Developing the science of reintroduction biology. *Conservation Biology* 21:303-312.
- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17:170-176.
- Sher, A. and L. Hyatt. 1999. The Disturbed Resource-Flux Invasion Matrix: A New Framework for Patterns of Plant Invasion. *Biological Invasions* 1:107-114.
- Shigesada, N., K. Kawasaki, and Y. Takeda. 1995. Modeling Stratified Diffusion in Biological Invasions. *American Naturalist* 146:229-251.
- Shigesada, N., K. Kawasaki, and E. Teramoto. 1986. Traveling Periodic-Waves In Heterogeneous Environments. *Theoretical Population Biology* 30:143-160.
- Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. Pages 81-102 *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*.
- Simberloff, D. and L. G. Abele. 1982. Refuge Design And Island Biogeographic Theory - Effects of Fragmentation. *American Naturalist* 120:41-50.
- Simberloff, D., J.-L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. García-Berthou, M. Pascal, P. Pyšek, R. Sousa, E. Tabacchi, and M. Vilà. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28:58-66.
- Snyder, R. E. 2003. How demographic stochasticity can slow biological invasions. *Ecology* 84:1333-1339.
- Stephens, P. A., W. J. Sutherland, and R. P. Freckleton. 1999. What is the Allee effect? *Oikos* 87:185-190.
- Stiling, P. 1990. Calculating the establishment rates of parasitoids in classical biological control. *American Entomologist* 36:225-230.
- Stokes, A. N. 1976. On two types of moving front in quasilinear diffusion. *Mathematical Biosciences* 31:307-315.
- Sutherland, C., D. A. Elston, and X. Lambin. 2012. Multi-scale processes in metapopulations: contributions of stage structure, rescue effect, and correlated extinctions. *Ecology* 93:2465-2473.
- Szulkin, M. and B. C. Sheldon. 2008. Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275:703-711.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein, and G. Merriam. 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* 68:571-573.
- Tischendorf, L. and L. Fahrig. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7-19.

- Tischendorf, L. and L. Fahrig. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology. A reply. *Oikos* 95:152-155.
- Turner, M. G., R. H. Gardner, and R. V. O'Neill. 2001. Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer Verlag.
- Urban, D. and T. Keitt. 2001. Landscape connectivity: A graph-theoretic perspective. *Ecology* 82:1205-1218.
- Urban, D. L., E. S. Minor, E. A. Treml, and R. S. Schick. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters* 12:260-273.
- Valery, L., H. Fritz, and J. C. Lefeuvre. 2013. Another call for the end of invasion biology. *Oikos* 122:1143-1146.
- Vandevelde, J. C., C. Penone, and R. Julliard. 2012. High-speed railways are not barriers to *Pyronia tithonus* butterfly movements. *Journal of Insect Conservation* 16:801-803.
- Vercken, E., A. M. Kramer, P. C. Tobin, and J. M. Drake. 2011. Critical patch size generated by Allee effect in gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.). *Ecology Letters* 14:179-186.
- Vitousek, P. M., C. M. Dantonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks. 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21:1-16.
- Wang, M. H. and M. Kot. 2001. Speeds of invasion in a model with strong or weak Allee effects. *Mathematical Biosciences* 171:83-97.
- Watts, D. J. and S. H. Strogatz. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature* 393:440-442.
- Whitaker, R. J., D. W. Grogan, and J. W. Taylor. 2003. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic archaea. *Science* 301:976-978.
- Williams, F., R. Eschen, A. Harris, D. Djeddour, C. Pratt, R. Shaw, S. Varia, J. Lamontagne-Godwin, S. Thomas, and S. Murphy. 2010. The economic cost of invasive non-native species on Great Britain. CABI report, 198pp.
- Williamson, M. and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661-1666.
- Winemiller, K. O., H. Lopez-Fernandez, D. C. Taphorn, L. G. Nico, and A. B. Duque. 2008. Fish assemblages of the Casiquiare River, a corridor and zoogeographical filter for dispersal between the Orinoco and Amazon basins. *Journal of Biogeography* 35:1551-1563.
- With, K. A. 2002. The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* 16:1192-1203.
- Wittmann, M. J., D. Metzler, W. Gabriel, and J. M. Jeschke. 2014. Decomposing propagule pressure: the effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos* 123:441-450.
- Wratten, S. D., M. H. Bowie, J. M. Hickman, A. M. Evans, J. R. Sedcole, and J. M. Tylanakis. 2003. Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera : Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia* 134:605-611.
- Zurlini, G., I. Petrosillo, K. B. Jones, B. L. Li, K. H. Riitters, P. Medagli, S. Marchiori, and N. Zaccarelli. 2013. Towards the planning and design of disturbance patterns across scales to counter biological invasions. *Journal of Environmental Management* 128:192-203.